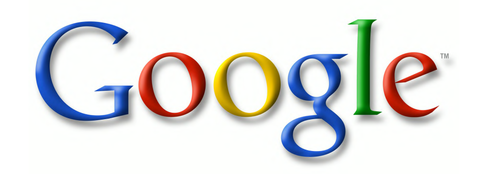


This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

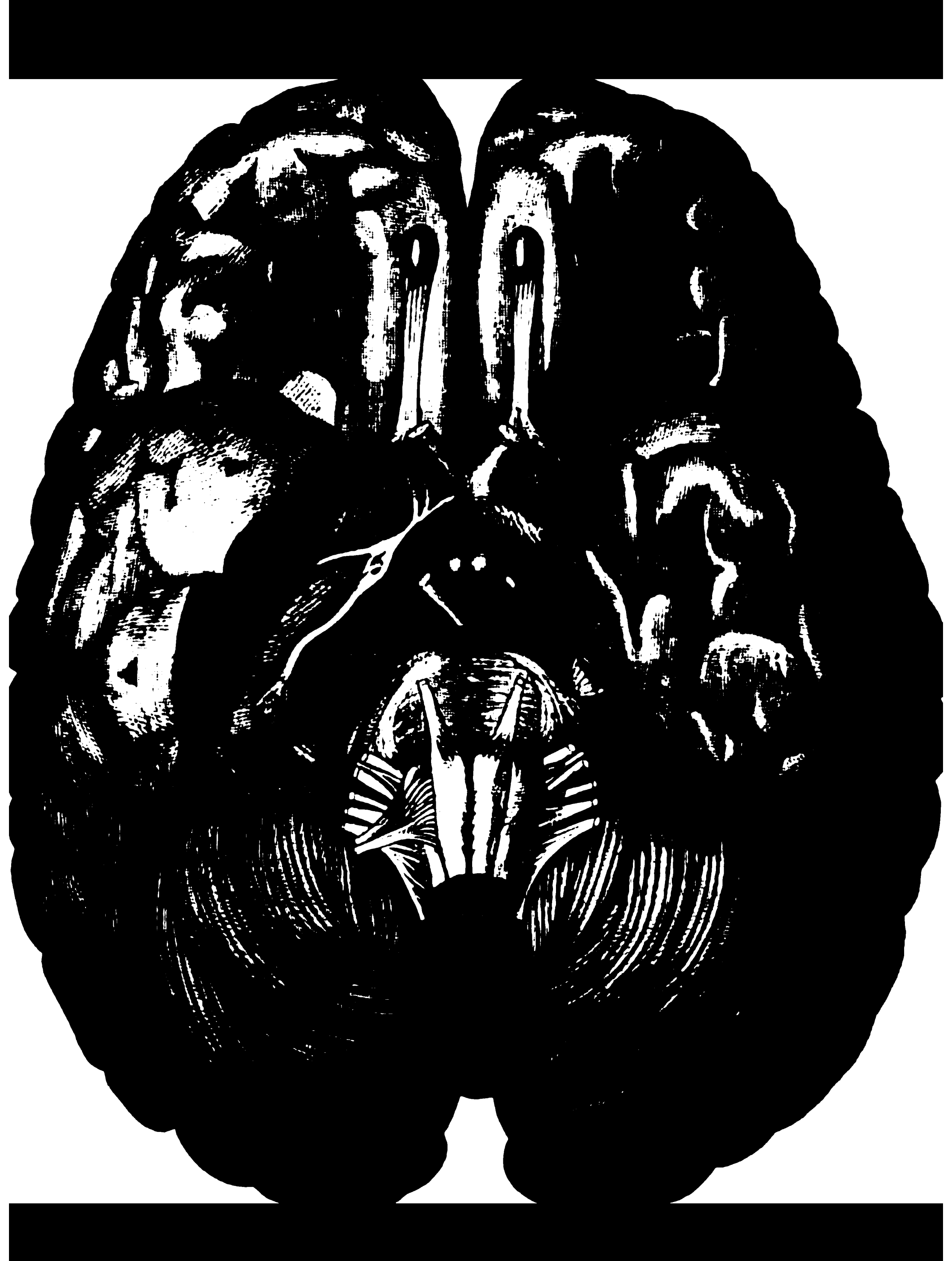
+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`



Archiv für mikroskopische Anatomie

Digitized by Google

ARC
0849

Library of the Museum

OF

COMPARATIVE ZOÖLOGY,

AT HARVARD COLLEGE, CAMBRIDGE, MASS.

Founded by private subscription, in 1861.

Deposited by ALEX. AGASSIZ.

No. 7467

June 18 – Oct. 23. 1886.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

herausgegeben

von

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Siebenundzwanzigster Band.

Mit 34 Tafeln und 2 Holzschnitten.

Bonn

Verlag von Max Cohen & Sohn (Fr. Cohen)

1886.

Digitized by Google

Digitized by Google

Inhalt.

Digitized by Google

Digitized by Google

Spermatologische Beiträge.

Von

v. la Valette St. George.

Zweite Mittheilung.

Hierzu Tafel I u. II.

Blatta germanica.

Die männlichen Geschlechtsdrüsen der kleinen Hausschabe liegen vor dem drittletzten Hinterleibsringe und messen 1—1,5 mm. Sie bestehen aus vier durchsichtigen Bläschen von etwa 0,5 mm Durchmesser, welche in einen Ausführungsgang, den ich auf 6 mm Länge verfolgen konnte, vermittelst einer kelchartigen Erweiterung desselben übergehen. Fig. 36.

Rings umhüllt vom milchweissen Fettkörper, lassen sie sich doch leicht von demselben durch ihr helleres Aussehen unterscheiden und selbst bei jüngeren Larven unschwer herauspräpariren.

Sie werden zunächst umgeben von einer feinen strukturlosen Haut, auf welcher sich zahlreiche Tracheenästchen verzweigen, einer Tunica adventitia.

Hat man diese mit Nadeln entfernt, so gestattet die durchsichtige Tunica propria mit Leichtigkeit, den Bau der Drüse zu erkennen.

Die Tunica propria selbst, Fig. 35, ist dicker, mit Kernen versehen, und schickt Fortsätze in's Innere der Drüse hinein, wodurch diese in eine Anzahl von Kugelsegmenten zerfällt. Fig. 36.

An ihrer Innenfläche sah ich zuweilen auffallend grosse, helle, mit sehr stark lichtbrechenden Kernkörperchen versehene Kerne, in ein körniges Gewebe eingebettet. Fig. 33.

In den Hohlräumen, welche durch die Scheidewände der inneren Hodenhaut gebildet werden, liegen die Spermatocysten, meist sehr gross, lang gestreckt und daher schwierig zu isoliren. Fig. 34.

Sie zeigen eine mit Kernen versehene Umhüllungshaut, in

Digitized by Google

welcher bald Spermatocyten, bald Spermatiden oder mehr oder minder entwickelte Spermatosomen eingebettet liegen; in der betreffenden Cyste stets in gleichem Entwickelungszustande. Fig. 36.

Zur Untersuchung dieser Samenelemente bediente ich mich verschiedener Methoden, von denen ich eine, da sie mir besonders correct schien, hervorheben und angelegentlichst empfehlen möchte.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass man von todten Zellen, namentlich wenn sie noch eine mehr oder minder angreifende Behandlung durch Reagentien erfahren haben, nur annähernd naturgetreue Bilder zu gewinnen vermag. Wenn diese nun auch in vielen Fällen durchaus der Wirklichkeit entsprechen und manche Dinge, von denen lebende Gewebe nur Andeutungen geben, viel prägnanter hervortreten lassen, so sind sie niemals absolut einwandsfrei.

Gelingt es aber Tinctionsmittel anzuwenden, welche das Zellenleben so wenig beeinträchtigen, dass die Bewegung der Zellsubstanz fortdauert, während gewisse Zelltheile intensiv gefärbt werden, so ist damit gewiss eine brauchbare Beihülfe zur Forschung gewonnen.

Eine solche Untersuchungsflüssigkeit bietet, wie ich schon früher angegeben habe[1]), das mit Dahlia verriebene und abfiltrirte Jodserum, welches nebenbei durchaus haltbar ist.

Es wurde bei der vorliegenden Arbeit zumeist angewandt. Das Amnioswasser kann ebensowohl durch eine künstliche indifferente Flüssigkeit (z. B. Bütschli's) ersetzt werden; nur muss eine solche der Thierart, welche man untersucht, angepasst werden. Amöboide Bewegung der unveränderten Zellen, Bewegung der Samenkörper sind die Kriterien der richtigen Mischung und Concentration.

Zusatz von nur wenig Farbstoff oder kurze Einwirkung lassen nur gewisse Zelltheile gefärbt hervortreten; ein stärkerer Zusatz von Dahlia oder längeres Verweilen in der Flüssigkeit giebt natürlich dem ganzen Präparate einen violetten Ton, der jedoch stets heller bleibt, als das ursprünglich Gefärbte. Eigentliche Kernfärbungsmittel mit Jodserum in Verbindung anzuwenden, habe ich wohl versucht, jedoch bisher ohne günstiges Resultat.

---

1) v. la Valette St. George, Spermatologische Beiträge. Erste Mittheilung. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXV. 1885. S. 584.

Digitized by Google

Zur Fixirung der Gewebe wurden die von den belgischen Biologen Gilson und Carnoy neuerdings empfohlenen Mischungen[1]) ausprobirt und ganz zweckmässig befunden, wenn ich denselben auch keinen besonderen Vorzug vor der „Flemming'schen Flüssigkeit" bei vorsichtiger Anwendung einräumen möchte.

Die Entwickelungszellen der Samenfäden liessen in den verschiedenen Phasen ihrer Vermehrung und Ausbildung ziemlich constante Maassverhältnisse erkennen. Diese Masse in Beschreibung und Abbildung zu fixiren, schien mir wichtig zur richtigen Orientirung über die Zusammengehörigkeit der einzelnen Formen.

Ich mass demnach jedes der auf Tafel I und II dargestellten Objecte mit dem Ocularmikrometer, dessen einzelner Theilstrich bei Zeiss *F* den Werth von 0,00175 mm hat und setzte durch einfache Uebertragung auf ein in Millimeter getheiltes Lineal in der Zeichnung jene Zahl gleich 1 Millimeter, mit Ausnahme von Fig. 36. Man braucht demnach nur die einzelnen Bilder nachzumessen, um die Grösse der ihnen zu Grunde liegenden Objecte zu erfahren; eine Methode, die gewiss recht zweckmässig ist in Fällen, wo ein Zeichen-Prisma nicht angewendet wird.

Zerzupft man die Hodenbläschen in Dahliaserum und zerreisst dadurch die Hodenfollikel, wie die Spermatocysten, so fallen zunächst grosse Zellen in's Auge mit grossem Kern: Spermatocyten. Es sind dieselben, welche Bütschli[2]) in seinen Untersuchungen über die Zelltheilung beschrieben und sehr naturgetreu abgebildet hat: als einzelne Zellen oder mehrkernige Protoplasmaklumpen. Letztere fand ich am häufigsten bei jungen Thieren; sie scheinen allerorts in der Spermatogenese vorzukommen. Sie sind als ein Multiplum von Zellen in genau derselben Entwickelungsphase aufzufassen mit allen, jeder einzelnen Zelle zukommenden Theilen, in gemeinsamen Cytohyaloplasma[3]).

---

1) Carnoy, La biologie cellulaire. 1884. p. 94, 95. Carnoy, Gilson et Denys, La cellule. 1884, 1885. p. 40, 58, 209 etc.

2) O. Bütschli, Vorläufige Mittheilung einiger Resultate von Studien über die Conjugation der Infusorien und die Zelltheilung. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXV. 1875. S. 427 und O. Bütschli, Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. 1876. S. 38. Tafel V.

3) Ich bediene mich der Bezeichnungen für die einzelnen Zelltheile, wie sie der um die Zellenlehre so hochverdiente Strasburger vorschlägt in

Digitized by Google

Die Erklärung dieser eigenthümlichen Erscheinung auf die erste Entwickelung der Samenzelle zurückzuführen, wie dies Bütschli versucht[1]), möchte doch auf Schwierigkeiten stossen; sieht man ja häufig junge Spermatocyten getrennt, andere, die aus einer offenbar späteren Generation hervorgegangen sind, zu kleineren oder grösseren Zellkörpern vereinigt, wie oft z. B. Zwillingsspermatiden.

Ich muss demnach auf meine früheren Aeusserungen über diesen Punkt zurückkommen[2]), kann auch nicht zugeben, Bütschli missverstanden zu haben, wenn er in dürren Worten Zellen mit mehr als drei oder vier Kernen für Kunstproducte erklärt.

Der Kern der grossen Spermatocyten zeigt zunächst ein sehr deutliches Kernkörperchen. Dieses wird, wovon man sich beim Wälzen der Zelle leicht überzeugen kann, durch eine in die Kernhöhle vorspringende Verdickung der Kernmembran gebildet. Es ist dies die bekannte Form des Nucleolus, wie sie von Leydig[3]) vor beinahe dreissig Jahren schon aufgefunden worden ist.

Da diese Art der Wandständigkeit des Kernkörperchens selten vorzukommen scheint, sogar von einem unserer ersten Cytologen als Ausnahmefall angesehen wird[4]), so möchte ich hervorheben, dass sie für die Spermatocyten und, wie wir später sehen werden, auch für die Spermatiden der Blatta germanica die Regel bildet.

---

seiner Abhandlung „Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung“ (Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXI. 1882. S. 479). Siehe auch: Strasburger, „Die Controversen der indirecten Theilung“. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXIII. 1884. S. 248. Will man dem „Coco“ und der „vox hybrida“ entgehen, so bleibt ja noch für die Kernsubstanz, gegenüber der Zellsubstanz, dem Cytoplasma: Karyoplasma. Das lateinische nucleus kann neben κάρυον, wie die cellula neben κύτος hergehen. So bedient sich denn auch Carnoy bereits dieses Wortes „La biologie cellulaire“. 1884. „La cytodiérèse chez les arthropodes“. 1884 und 1885, welches bereits Flemming vorgeschlagen hat. Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung. 1882. S. 372.

1) A. a. O. S. 38.

2) v. la Valette St. George, Ueber die Genese der Samenkörper. III. Mittheilung. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. X. 1874. S. 499, 500.

3) Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. 1857. S. 510. Desselben, Vom Bau des thierischen Körpers. 1864. S. 15.

4) Siehe Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. 1882. S. 154, 155.

Digitized by Google

Mit dem eigenthümlichen Lageverhältniss des Nucleolus stimmt denn auch die Wahrnehmung überein, dass derselbe, im Profil gesehen, sehr scharf, von der Fläche jedoch betrachtet, nur matt contourirt erscheint. Bütschli sah „dicht an dem Rand des Kernes wenigstens sehr häufig ein längliches, sehr dunkles Körperchen, das jedoch keineswegs den Eindruck eines Kernkörperchens mache und nach Behandlung mit Essigsäure nicht mehr nachweisbar sei".

Es hat letzteres wohl darin seinen Grund, dass die Essigsäure das Cytoplasma körnig gerinnen und im Kern die Knäuelfigur sehr stark hervortreten lässt.

Das Kernkörperchen ist jedoch immer noch vorhanden; man sieht es sehr deutlich an gehärteten Präparaten — Fig. 26, 27 — es scheint sogar nach dem Schwund der Kernmembran noch fortzubestehen. Fig. 8.

Die eigenthümlichen Structurverhältnisse des Kernes, wie sie nach Behandlung mit Essigsäure hervortreten und zum Theil von Bütschli beschrieben worden sind, vermochte ich auch an lebenden Objecten wahrzunehmen. Es sind die Stadien, welche der Mitose vorangehen. Ich habe sie in Fig. 1—8, Fig. 21—27 und Fig. 37—46 wiederzugeben versucht, theils nach lebenden, theils nach erhärteten Präparaten.

Sie sind, wie sich aus dem Grössenverhältniss der Zellen erschliessen lässt, drei aufeinanderfolgenden Generationen von Spermatocyten entnommen. Ob die von Bütschli beschriebenen Zellen einer derselben angehören, vermag ich nicht zu entscheiden, da jener Autor keine Masse angiebt. „Urkeimzellen", Spermatogonien sind sie wohl schwerlich, da selbst noch ziemlich kleine Larven bereits hoch entwickelte Samenelemente besitzen — wahrscheinlich grosse Spermatocyten.

Wie Bütschli erwähnt, bemerkt man innerhalb des Kernes auch im lebenden Zustand matte Zeichnungen, wie ich sie auch in Dahliaserum sehe; doch machen sie hier den Eindruck eines feinen Netzwerkes, Fig. 1, 2, 3, 21, 22, 37, 38 und 39, welches bei Zusatz von Essigsäure sehr deutlich hervortrat.

Dann zeigt der Kern dicke Körner, frisch, wie gehärtet, Fig. 4, 23 und 40. Diese scheinen sich in die Länge zu ziehen, werden wurst- oder hantelförmig, Fig. 5, 24, 41 und 42. Als nächstes Stadium glaube ich einen Knäuel aus feinen, dann einen

Digitized by Google

solchen aus groben, aufeinandergereihten Caryomikrosomen deuten zu dürfen. Fig. 6, 25, 26, 27, 43, 44, 45, 46 und 47.

Nun beginnen sich die Knäuelschleifen nach einem Pole des Kerns zu richten, indem, wie dies schon Bütschli recht genau beschrieben, „sämmtliche Fasern wie ein Busch gemeinsam von einer Stelle der Kernhülle entspringen". Fig. 7, 8, 26 und 27.

Darauf fand ich ein Gewirr von nach aussen gröberen, nach innen feineren Fäden, einen viel grösseren Raum einnehmend, wie der frühere Kern. Fig. 9, 48, 49, 50 und 51.

In der Aequatorialebene dieses Knäuels treten dann grosse rundliche Körner auf. Fig. 9, 51 und 52.

Darauf strecken sich die Fäden nach den Polen zu in der Form eines Fasses oder einer Reuse — an gehärteten Präparaten eine ausgeprägtere Spindelfigur zeigend. Die Aequatorialkörner werden ei-, bisquit-, hantelförmig, trennen sich in der Mitte und wandern den Polen zu. Fig. 10–19.

Dann schnürt sich das Cytoplasma ab und die ausgebildeten Zellen hängen nur noch durch ein dickeres oder dünneres Fadenbündel aneinander. Fig. 20, 54, 56—65.

Diese Dinge hat Bütschli zum Theil bereits geschildert, wie auch Mayzel [1]) darüber einige Mittheilungen macht.

Die Angaben dieser Autoren finden in Vorstehendem ihre Bestätigung und Erweiterung. Ich verlasse jetzt den Kern mit seinen Metamorphosen, die ich absichtlich, ohne allgemeine Bemerkungen daran zu knüpfen, einfach, wie ich sie gesehen, geschildert habe und wende mich nun zu dem Cytoplasma der Spermatocysten und Spermatiden.

Es zeigt dasselbe ein durchsichtiges, sehr lebenskräftiges, durch energische amöboide Bewegung ausgezeichnetes Hyaloplasma. Fig. 1, 4, 32, 52, 68, 91.

Daneben findet man Mikrosomen, welche zum kleineren Theil aus einzelnen stark lichtbrechenden Körnchen bestehen, zum anderen Theil zu mehr oder minder langen Fädchen aneinander gereiht sind und sich in allen Stadien ihres Verhaltens zum

---

1) Mayzel, W., Beiträge zur Lehre von dem Theilungsvorgang des Zellkernes. 1876. (Polnisch und Russisch.) Referat von Hoyer und Mayzel in Schwalbe, Jahresbericht 1876, S. 37 und Waldeyer, Jahresbericht 1877, S. 27.

Digitized by Google

Kern vor allen Zelltheilen äusserst lebhaft färben, so dass ihre Tinction durch die Umhüllungen des Hodens hindurchschimmert. Fig. 36.

In einigen Spermatocysten umgeben die Mikrosomen wie eine Kugelschale den Kern und erscheinen demnach im optischen Durchschnitt als dunkler Körnchenhof oder Ring, diesen umschliessend. Fig. 1. Dann häufen sich die Mikrosomen an der einen Hälfte der Kernperipherie an und zwar gegen den Pol derselben hin, welcher dem Lumen der Zelle zugekehrt ist, wie dies meist der Fall zu sein pflegt.

Bütschli hat das Verhältniss des körnigen Cytoplasmas, wenn auch nur in diesem Stadium, beobachtet, und beschreibt es kurz aber treffend mit folgenden Worten: „Das sonst sehr gleichmässige und fein granulirte, den Kern einschliessende Protoplasma enthält doch in der nächsten Umgebung der Kerne Anhäufungen feiner dunkler Körnchen. Dieselben beschreiben gewissermaassen eine Zone um den Kern, die jedoch stets nur die eine Hälfte desselben umgreift und bei excentrisch liegenden Kernen regelmässig dem Innern der Zelle zugewendet ist."

Wie man sieht, stimmt diese Angabe durchaus mit dem vorhin Bemerkten überein, nur geht ein Stadium vorher, in welchem der ganze Kern von den Cytomikrosomen umhüllt wird.

Im weiteren Fortschritt der Untersuchung fand ich nun an lebenden wie an erhärteten Objecten, dass dieser neben dem Kern liegende Mikrosomenhaufen sich in der Mitte verdichtet und dann wie eine Kappe dem Kern oder im optischen Durchschnitt wie die Platte eines Siegelringes dem Kerncontour aufsitzt. Fig. 2–6, 21—24, 28—30, 37—39, 44, 68—71. Das Schleifenbündel des Kerns ist stets mit der Spitze gegen jene Verdichtung hin gerichtet. Fig. 7, 8.

Letzteres ist schon Bütschli aufgefallen, er sagt darüber: „Interessant ist nun, dass die Stelle, wo dieser Busch von Kernfasern sich der Kernhülle anheftet, stets die von der körnigen Protoplasmazone umgebene Randpartie des Kernes darstellt."

Weiterhin formt sich der verdichtete Centraltheil der Mikrosomen der Zelle in eine sich stark färbende Kugel um, welche neben dem Kern liegt, umgeben von einzelnen glänzenden Körnchen.

Digitized by Google

Es ist das der „Nebenkörper“, dessen Bekanntschaft ich bereits im Jahre 1867[1]) gemacht habe, der dann von Metschnikow, Bütschli und vielen Anderen beschrieben, in neuester Zeit von Platner ganz besonders gewürdigt worden ist.

Für die belgischen Collegen Gilson und Carnoy muss der „Nebenkern“, wie ihn Bütschli genannt hat, noch erst salonfähig werden. Obgleich sie ihm in ihren so ausführlichen Arbeiten gewiss schon vielfach begegnet sind (s. z. B. Gilson l. c. Fig. 175), wollen sie ihn hartnäckig verleugnen, nachdem sie ihm den Rock mit allen möglichen Chemikalien begossen haben; während ein Blick in's Mikroskop genügt, um ihn an dem, unter einer indifferenten Flüssigkeit ausgebreiteten Hodeninhalte irgend eines Orthopteren an Hunderten von Spermatiden zu erkennen, auch ohne Dahliafärbung. Durch diese tritt er ganz besonders brillant hervor und möchte ich, um dem Wunsche Gilson's, l. c. S. 110, freundlichst nachzukommen, ihm das Dahliaserum angelegentlichst empfehlen.

Damit will ich die Nützlichkeit eingreifender Reagentien durchaus nicht in Frage stellen — man soll nur seinen eigenen Augen nicht zu viel und denen Anderer, die auch wohl einige Uebung in der Herstellung und Beurtheilung mikroskopischer Objecte besitzen, zu wenig vertrauen — eine nützliche Gebrauchsanweisung zu jenem Recept für den Herrn Nachbar.

So durchsichtig, hell und klar, wie bei den fertigen Spermatiden, Fig. 71, 72, 73, erscheint nun allerdings der Nebenkern in den Spermatocyten und jungen Spermatiden nicht; dennoch ist es mir gelungen, hier wie dort ganz unzweifelhaft seine Entstehung aus dem körnigen Zellplasma zu constatiren. Als ich den Nebenkern entdeckte, „war ich sehr versucht, denselben für eine selbstständige, aus der Zellsubstanz hervorgehende Bildung aufzufassen“, doch lenkte mich das eigenthümliche Verhalten der Nebenkerne in den mehrkernigen Zellen wieder von diesem Gedanken ab[1]).

Weitere Untersuchungen[2]) überzeugten mich, „dass jener Nebenkörper nicht ein Theilproduct des Kernes sei, sondern aus

---

1) v. la Valette St. George, Ueber die Genese der Samenkörper. II. Mittheilung. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. III. 1867. S. 271.

2) v. la Valette St. George, Ueber die Genese der Samenkörper. III. Mittheilung. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. X. 1874. S. 501 u. f.

Digitized by Google

einer eigenthümlichen Umformung des Protoplasma hervorgehe, durch eine Verdichtung eines Theiles der Zellsubstanz".

An dieser Auffassung muss ich nach meinen neuesten Untersuchungen durchaus festhalten.

Es lässt sich die Umwandlung der Cytomikrosomen in den Nebenkern aus allen Generationen der Spermatocyten bis zu den Spermatiden auf's Deutlichste nachweisen. Auch der glänzende Nebenkern dieser letzteren entsteht auf gleiche Weise. Fig. 66—72.

Nach längerem Verweilen in Dahliaserum zeigt der Nebenkern der Spermatiden eine Fadenbildung. Er sieht aus wie ein Garnknäuel. Fig. 74.

Stets sehe ich neben dem Kern und Nebenkern noch eine Anzahl isolirter Körnchen, welche alle Stadien der Vermehrung der Spermatocyten mit durchmachen, sogar noch in den Spermatiden zu finden sind, nachdem deren Kern bereits sich in den Kopf des Spermatosoms umgewandelt hat.

Zusatz von 1 % Essigsäure lässt an der Stelle, wo sonst der Nebenkern zu liegen pflegt, eine Vacuole entstehen, eine namentlich bei den Spermatiden durchaus constante Erscheinung. Zuweilen ist diese Vacuole durch eine Zwischenwand in zwei Hohlräume getrennt.

Dies ist der Grund, dass, abgesehen von der Gerinnung des Cytoplasma, bei Essigsäure-Präparaten der Nebenkern sich der Beobachtung entzieht.

Färbt man nun solche Präparate mit wässeriger Dahlialösung, so lässt sich der Nebenkern, jedoch auf die Hälfte seines Volumens reducirt, wieder erkennen.

Um der Entstehung des Nebenkernes noch tiefer auf den Grund zu gehen, war es nöthig, die Frage nach dem Herkommen des Theiles der Cytomikrosomen aufzuwerfen, durch dessen Verdichtung der Nebenkern zu Stande kommt. Dass letztere, zu kurzen Fädchen aufeinander gereiht, häufig zur Anschauung kommen, habe ich schon früher bemerkt.

Verfolgt man aufmerksam den Theilungsprocess der Spermatocyten, so wird man bald klar darüber, dass diese Cytomikrosomen nichts Anderes sind, als Reste der Spindelfasern, welche mit den früher erwähnten Einzelkörnchen in den neugebildeten Zellen neben dem Kern zurückbleiben.

Fig. 20, 56—65 geben davon die überzeugendsten Bilder. Ich

Digitized by Google

muss darin mit Bütschli in Widerspruch treten. Er spricht sich nämlich dahin aus, dass die letzten Reste der Kernfasern schliesslich in die jungen Kerne aufgenommen würden, l. c. S. 42.

Die zweite Frage nun, welche sich uns aufdrängt, ist die: wo bleibt der Nebenkern, was wird aus ihm 1) bei den Spermatocyten und 2) bei den Spermatiden.

Die erste der beiden Fragen kann ich leider nur unvollständig beantworten.

So viel ist gewiss, dass der Nebenkern zur Zeit der Mitose verschwindet, offenbar in diese eingeht, ohne dass ich festzustellen vermochte, welche Rolle er bei derselben spielt. Höchst wahrscheinlich betheiligen sich seine Elemente an der Bildung der Fäden, da sie unzweifelhaft wieder aus denselben hervorgehen.

Dass nach der Kerntheilung neben dem Kern noch Fäden sich auffinden lassen, ist mehrfach schon beobachtet worden, dass diese sich zum Theil zum Nebenkern consolidiren können, hat Platner[1]) in neuester Zeit zuerst festgestellt.

Nach meinen oben mitgetheilten Erfahrungen scheint mir Platner's Angabe durchaus wahrscheinlich.

Ein Hervorsprossen des Nebenkerns aus dem Kern oder eine Entwickelung des Nebenkerns durch Abschnürung vom Knäuel des Kerns, wie Platner solches in seinen beiden letzten Arbeiten für die Pulmonaten angegeben hat, ist mir dagegen bei den Arthropoden nie zu Gesicht gekommen.

In welcher Weise sich der Nebenkern bei den Spermatiden fortbildet, ist leicht zu ermitteln.

Er schnürt sich in der Mitte ein, Fig. 74, zerfällt in zwei Hälften, Fig. 76, welche sich in die Länge ausziehen und die Form eines Brödchens annehmen, Fig. 78. Dann verlängert er sich noch weiter, wird körnig, zerfällt bisweilen in mehrere, gewöhnlich in zwei ziemlich dicke Fäden, welche sich an den Kern der Spermatiden anlegen. Fig. 79—83. Letzterer, dessen Kernkörperchen als vorspringendes Knöpfchen erscheint, geht aus der runden Form in eine ovale, elliptische und lanzettförmige Gestalt über, am oberen und unteren Ende mit einem Knöpfchen versehen. Das obere schwindet bald, das untere später; einzelne Klümpchen

1) Platner, Zur Bildung der Geschlechtsproducte bei den Pulmonaten. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXVI. 1886. S. 599 u. f. Tafel XXIX.


Digitized by Google

von Cytoplasma hängen hier und da dem Samenkörper an — schliesslich gehen alle Theile, aus denen sich dieser aufbaut, in einen bis circa 0,350 mm langen, oben und unten zugespitzten, sich lebhaft schlängelnden Faden über — das fertige Spermatosom.

Häufig genug treibt das Cytoplasma schon früher Fäden aus, welche jedoch wieder zurückgezogen werden können und mit den eigentlichen Samenfäden nichts zu thun haben — eine Erscheinung, welche in der Spermatogenese allgemein verbreitet zu sein scheint und noch vor kurzem von mir ausführlich beschrieben worden ist[1]).

Es geht somit bei Blatta germanica der später wieder verschwindende Kopf aus dem Kern der Spermatide, der Faden aus deren Cytoplasma hervor; die Verbindung zwischen Kopf und Fäden wird vermittelt durch ein besonderes Zwischenstück, welches dem Nebenkern seine Entstehung verdankt.

Es fällt somit die Entwickelung der Samenkörper von Blatta germanica genau unter das von mir vor Jahren aufgestellte Gesetz der Spermatogenese.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I und II.

1 mm der Zeichnung = 0,00175 mm des Objectes.

Fig. 1—20. Grosse Spermatocyten in mitotischer Vermehrung.

Wo nichts anderes bemerkt, sind die Objecte lebend in Dahliaserum beobachtet.

Tafel I.

Fig. 1. Grosse Spermatocyten mit grossem Kern und wandständigem Kernkern. Die Cytomikrosomen umgeben den Kern als Hof.

Fig. 2 u. 3. Die Cytomikrosomen sind an eine Hälfte des Kerns gerückt.

Fig. 4. Kern mit grossen rundlichen Körnern.

Fig. 5. Kern mit wurstförmigen Körnern.

Fig. 6. Kern mit feinem Fadennetz und verdichtete Cytomikrosomenhaufen.

Fig. 7 u. 8. Schleifenbündel im Kern, mit der Spitze nach dem Nebenkern gerichtet.

Fig. 9. Unregelmässiger Fadenknäuel mit Aequatorialkörnern.

---

1) v. la Valette St. George, Spermatologische Beiträge. I. Mittheilung. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXV. 1885. S. 583.

Digitized by Google

Fig. 10. Spindelfäden, gerichtet, mit ovalen Aequatorialkörnern.
Fig. 11. Körner der Aequatorialebene, von oben gesehen — „Aequatorialplatte" — daneben die Durchschnitte der Fäden.
Fig. 12. Aequatorialkörner, bisquitförmig.
Fig. 13. Aequatorialkörner, in der Mitte stärker von einander gewichen.
Fig. 14. Hantelförmige oder getrennte Aequatorialkörner, den Spindelfäden anhängend. Fl. M. Hämatoxylin.
Fig. 15. Die Aequatorialkörner getrennt.
Fig. 16. Die Aequatorialkörner gegen die Pole hin gerückt.
Fig. 17, 18 u. 19. Die Aequatorialkörner an den Polen, Fadenfigur ausgezogen.
Fig. 20. Zwei ausgebildete Spermatocyten, nur noch durch ein dünnes Fadenbündel verbunden.
Fig. 21—27. Aus der Entwickelungsreihe einer jüngeren Generation von Spermatocyten. Fig. 24—27. Fl. M. Hämatoxylin.
Fig. 28—31. Zwillings-Spermatocyten mit Cytomikrosomen, in deren Entwickelung zum Nebenkern.
Fig. 32. Spermatocyten, einen Faden austreibend.
Fig. 33. Sehr grosse Kerne, an der Innenfläche der Tunica propria in einer körnigen Substanz liegend.
Fig. 34. Segment einer Spermatocyste mit Kern und Spermatocyten.
Fig. 35. Tunica propria des Hodenbläschens mit Kernen, Scheidewände bildend.
Fig. 36. Hoden von Blatta germanica mit Ausführungsgang. Links die Tunica adventitia, mit der Tracheenverästelung abgehoben.

Tafel II.

Fig. 37, 38, 39. Spermatocyten mit Nebenkern, welcher aus den Cytomikrosomen hervorgeht.
Fig. 40, 41, 42. Runde und längliche Körner im Kern.
Fig. 43, 44, 45. Feiner Fadenknäuel des Kerns und Nebenkern.
Fig. 46, 47. Grober Fadenknäuel des Kerns und Nebenkern. Fig. 46. F. M. Dahlia.
Fig. 48—50. Nebenkern verschwunden, grosser verworrener Fadenknäuel in der Zelle.
Fig. 51—52. Auftreten der Aequatorialkörner.
Fig. 53—65. Mitose der Spermatocyten und Bildung der Cytomikrosomen in den neuen Zellen.
Fig. 66—73. Entstehung des Nebenkerns in den Spermatiden. Fig. 73. F. M. Häm.
Fig. 74. Eigenthümliche Knäuelfigur des Nebenkerns.
Fig. 75, 76—90. Entwickelung des Spermatosoms aus Kern, Nebenkern und Cytoplasma. Fig. 77. F. M. Häm.
Fig. 91. Vierkernige Spermatocyte in amöboider Bewegung.

Digitized by Google

Ueber einige bemerkenswerthe Elemente des Centralnervensystems von Lophius piscatorius L.

Von

Gustav Fritsch.

Hierzu Tafel III und IV.

Als im Anfang der siebenziger Jahre die Lehre von der sogenannten Specificität der Gewebe nach ihrer Abstammung aus den verschiedenen Keimblättern des Embryo so recht im Flor stand, galt kein Widerspruch selbst gegen die schroffste, unberechtigste Durchführung derselben. Wenn Jemand bescheidentlich daran erinnerte, dass die Elementarorganismen, welche die Keimblätter zusammensetzen, doch nur die Kinder und Enkel des nämlichen Ahnen, der Eizelle, seien, und die Differenzirung also nur einen später erworbenen Zustand darstelle, die ursprüngliche Verwandtschaft aber sich immer noch in verschiedenem Grade geltend machen könne, so hätten ihn die chauvinistischen Anhänger der Specificitätslehre ob solcher Ketzerei am liebsten dem wissenschaftlichen Scheiterhaufen überantwortet. Und heute? —

Im Umlauf weniger Jahre hat sich eine Wandlung in der Wissenschaft vollzogen, dass man glauben möchte, den ganzen Specificitätsstreit geträumt zu haben, und man ganz unumwunden den Satz vertheidigen hört, es könne auch später noch im Organismus eben Alles aus Allem werden. Ich leugne nicht, dass mir persönlich diese extreme Anschauung niemals als eine berechtigte erschienen ist und zwar aus dem naheliegenden Grunde, dass die einmal erlangte, mehr oder weniger hochgradige Differenzirung eines Elementarorganismus doch unter allen Umständen ein recht erschwerendes Moment sein muss, demselben einen rückläufigen Entwickelungsgang und Umformung in ein durchaus anders gebildetes Element zu ermöglichen.

Wie wir Menschen als Gesammtorganismen vergeblich nach dem Jugendbronnen des Märchens suchen, der unsere alternden

Digitized by Google

Leiber wieder jung, frisch und gestaltungsfähig machen soll, so scheint es mindestens zweifelhaft, dass für die Elementarorganismen im Körper ein solcher Jugendbronnen vorhanden ist; die Möglichkeit, dass ausnahmsweise, z. B. durch entzündliche Vorgänge, eine solche abnorm erhöhte Vitalität in den Zellen wieder hervorgerufen werden könne, will ich nicht bestreiten.

Es ist hier nicht der Ort, weiter auf dies schwierige Kapitel einzugehen, da wir es nicht mit werdenden, sondern mit gewordenen, fertigen Geweben zu thun haben; aber ich glaubte die obigen einleitenden Bemerkungen machen zu müssen, da der zersetzende Einfluss gewisser moderner Anschauungen auch vor den fertigen Geweben nicht mehr stille steht, sondern auch diese, ohne vorgängige Rückbildung und Umformung, unmittelbar in einen Topf zusammengerührt werden sollen.

Als ich vor Jahren bereits meiner Ueberzeugung, die ich auch heute noch festhalte, Ausdruck verlieh, dass die zelligen Elemente des Centralnervensystems wegen der nachweislich erst sehr spät erfolgenden Differenzirung aus der nämlichen zelligen Anlage des Embryos eine solche nur unvollkommen erreichen, d. h. dass Ganglienzellen der verschiedenen Kategorien, Kornzellen und endlich Gliazellen auch im fertigen Organ noch als verwandte Bildungen zu betrachten seien, wenn auch die letzteren vielleicht gänzlich specifisch nervösen Functionen entfremdet wurden, fehlte es nicht an heftigem Widerspruch. Die hauptsächlich dagegen vorgebrachte Anschauung, alle diese Elemente der sogenannten „Stützsubstanz", welche sich in diesem Sinne gar nicht übereinstimmend abgrenzen lässt (Kornzellen, moleculare Schichten?) seien in die Anlage eingewandert, entbehrt jeglichen, auf Beobachtung gegründeten Beweises; dagegen ist die Herausbildung einzelner Zellen aus ganzen embryonalen Gruppen zu grossen Ganglienzellen, während die benachbarten in die Bildung des Zwischengewebes eingehen, thatsächlich an den Entwickelungsreihen zu verfolgen[1]).

1) Monatsberichte der Kgl. Akademie der Wissenschaften. 19. Juli 1875. S. 519. Später hat Stricker ähnliche Anschauungen, nur noch weitergehend als die meinigen, vertreten in seinem Aufsatz: „Ueber die Bindesubstanzen im Allgemeinen und über die Gewebsentwickelung im centralen Nervensystem". Anzeiger d. k. k. Ges. d. Aerzte in Wien Nr. 8 u. 9. Ebenso Hr. Unger z. Th. in Verbindung mit dem ebengenannten Autor. Vgl. auch die Darstellung A. Götte's, Entwicklungsgesch. der Unke. 1876. p. 275 ff.


Digitized by Google

Damit kann und soll nicht gesagt sein, dass auch die Gefässe und das dieselben unmittelbar begleitende Bindegewebe gleichfalls in der nämlichen Anlage entstehen müsste: im Gegentheil, ich gedenke gerade im Folgenden einen weiteren Beweis dafür beizubringen, dass sich unter Umständen ein solches Eindringen differenten Gewebes in ein ihm schon fremd gewordenes gelegentlich noch am fertigen Organ demonstriren lässt.

Wie auch immer wir uns die Entstehung des mittleren Keimblattes und der daraus gleichfalls resultirenden Blut- und Gefässanlagen denken mögen, so viel ist sicher, dass wir dies letztere Gewebe zuerst in der Peripherie des Keimes am mächtigsten entwickelt und von dort mehr und mehr nach den centralen Theilen vordringen sehen, sowie dass gerade die Verbreitung des Gefässsystems wegen seiner kenntlichen, histologischen Elemente sich mit ziemlicher Sicherheit verfolgen lässt.

Zum „Gefäss“ gehört, wie der Name besagt, eine Wandung, wenn es functionirt, der Regel nach auch Inhalt; ferner muss sich die Verbindung mit grösseren Stämmen daran nachweisen lassen. Als einst im Kreise vertrauter Collegen von Jemand die Nothwendigkeit behauptet wurde, zur Untersuchung bestimmte Organe des Centralnervensystems zu injiciren, um die Verwechselung von Nervenelementen und Gefässen zu vermeiden, antwortete ein anderer mit dem Gegenstand sehr vertrauter Forscher: „das sei nicht so schlimm, auf Gefässe sei im Centralnervensystem noch Niemand hereingefallen“. Ich glaubte damals, er habe vollkommen Recht, bin aber zweifelhaft, ob der Ausspruch heute noch richtig ist.

Ein so hochstehendes, dem lebhaftesten Stoffwechsel unterworfenes Gewebe, wie die Ganglienzellen des Nervensystems, hat sicherlich ein starkes Bedürfniss der Zufuhr von sauerstoffreichem Blut, und so sehen wir thatsächlich ihre Lagerstätten von dichten Capillarnetzen durchzogen, sie selbst locker eingebettet in Räume, welche von der Gewebsflüssigkeit erfüllt und umspült werden, so dass sie bei Schrumpfung ihres eigenen Protoplasmas scheinbar in Kapseln zu liegen kommen; oder sie haben, frei lagernd, wirkliche bindegewebige Kapseln, an denen sich die Capillaren des Gefässsystems dicht anlagern.

Meine Untersuchungen des Centralnervensystems der Fische führten mir nun Material von Ganglienzellen zu, von denen weder das Eine noch das Andere gilt, d. h. die Zellen haben keine

Digitized by Google

sicheren Lagerstätten in der Neuroglie, wie diejenigen des Gehirns und Rückenmarks gewöhnlich führen, sie haben aber auch keine festen, bindegewebigen Kapseln, wie sie den Zellen der Ganglienknoten eigen sind. Es fanden sich diese Nervenkörper von erstaunlicher Grösse beim Lophius piscatorius auf dem dorsalen Theil der Medulla oblongata, locker eingebettet in ein schwammiges Gewebe und umzogen von der Pia mater des ganzen Organs.

Figur 1—3 auf Tafel III geben zur Orientirung zunächst eine Darstellung des Centralnervensystems in natürlicher Grösse, dann den Stamm der Medulla oblongata von der Seite gesehen (vergr. etwa 8 mal) und endlich einen Querschnitt dieses Organs, etwa zwischen dem ersten und zweiten Drittel der Zellanhäufung entnommen, wie es die punktirte Linie der Figur 2 andeutet. Die Ganglienzellen an den Seiten des Centralcanals sind die Enden der vagalen Zellsäulen. Da das Kleinhirn des Lophius ausserordentlich klein ist, werden auch die Corpora restiformia nicht stark und weichen nur wenig zur Bildung eines vierten Ventrikels auseinander; bis nahe an das Kleinhirn hin wird der Raum durch das erwähnte schwammige, im Leben fast durchsichtige Gewebe von röthlicher Farbe ausgefüllt, in dem die Riesenganglienzellen, nach Schätzung etwa 200 an der Zahl, als weissliche, dem unbewaffneten Auge deutlich sichtbare Körnchen lagern. In den hier abgebildeten Schnitt (Fig. 3) sind 18 derselben gefallen, wenn man auch die peripherisch abgeschnittenen Stücke als ganze Zellen zählt. Die absolute Grösse beträgt 0,13 bis 0,257 mm, der prächtig ausgebildete, bläschenförmige Kern hat ovale Gestalt bei 0,07 mm des Hauptdurchmessers, das mächtige, robuste Kernkörperchen noch 0,034 mm. Die Zellen passen sich in ihrer allgemeinen Gestaltung der Nachbarschaft an, indem sie in der Mitte des Organs mehr rundlich sind, links und rechts, sowie an dem hinteren Ende sich auf den unterliegenden Theilen der Medulla etwas abflachen; der grösste Durchmesser pflegt mit der Längsaxe des Rückenmarks zusammenzufallen.

Die Zellen sind multipolar, doch sind die Fortsätze bis auf einen, den Axencylinderfortsatz, ausserordentlich zart, so dass von ihnen im Präparat meist nur Stümpfe übrig bleiben, wozu die freie Lagerung der Zellen natürlich viel beiträgt. Der abwärts vorragende Theil des kräftigen Protoplasmakörpers giebt einem

Digitized by Google

mächtigen Axencylinder den Ursprung, der von ihm mit breiter Basis entspringt und nun um die Fasciculi teretes im Bogen medianwärts in die Tiefe dringt; auf ihren weiteren Verlauf wird alsbald zurückzukommen sein.

Abgesehen von anderen an die auffallende Bildung sich anknüpfenden Fragen musste es wichtig sein zu erforschen, wie denn so riesenhafte, fast frei auf dem Rückenmark angeordnete Ganglienkörper die dringend benöthigte Zufuhr von sauerstoffreichem Blut erhalten?

Die Beobachtung gestattete die Lösung dieser Frage ohne Schwierigkeit und lieferte gleichzeitig eine Bestätigung der oben entwickelten Anschauungen. Die Ganglienzellen erhalten sogar eine äusserst reichliche Blutzufuhr und zwar, indem deutlich kenntliche Gefässe zu ihnen treten, sich in das nervöse Protoplasma hineindrängen, ja sogar dasselbe häufig vollständig durchbohren: es durchsetzt also ein Gewebe Elemente (!) des anderen, Bindegewebe solche des Nervengewebes, ohne sich jedoch damit zu vermischen, vielmehr sind die histologischen Theile des einen und des anderen sehr wohl auseinander zu halten.

Diese Durchsetzung des Ganglienprotoplasmas von Seiten der Gefässe kann sich nur so vollziehen, dass ein vordringendes Gefäss gegen den sich ausdehnenden Nervenkörper thatsächlich nach Art eines Fremdkörpers eine Substanzverdrängung ausführt, oder die Protoplasmafortsätze der Zelle umwachsen das Gefäss, um dann wieder zu verschmelzen. Der zuerst angeführte Modus des Vorgangs ist bei weitem der wahrscheinlichste; denn einmal entwickeln sich die Gefässe in ihrer Reichhaltigkeit erst verhältnissmässig spät im Nervensystem und der Protoplasmaleib der jugendlichen Ganglienzellen bietet der sich streckenden Gefässröhre jedenfalls einen geringen Widerstand, anderseits liegen die Durchbohrungen so regellos und passiren den Kern oft so nahe, dass es schwer hält, Alles von dieser Stelle nach der Zellperipherie zu liegende als verschmolzene Protoplasmafortsätze ansprechen zu wollen.

Die Figuren 4 der Tafel III und 5 der Tafel IV zeigen zwei solcher Riesenganglienzellen, die bei schwacher Vergrösserung (Hartnack V) mit dem Oberhäuserschen Zeichenapparat entworfen wurden. Man erkennt bei der gewählten Vergrösserung schon die einzelnen

Digitized by Google

Blutkörperchen in den Hohlräumen der Gefässe und sieht, dass auch innerhalb der Zelle letztere eine zwar zarte, aber durchaus kenntliche Wandung zeigen. Man sieht ferner, dass sie in die Zelle eintreten und sie wieder verlassen, ohne mit dem gross und deutlich als solchen hervortretenden Kern in irgend eine directe Beziehung zu treten; anderntalls könnte es keinen Schwierigkeiten unterliegen, etwa in denselben eingedrungene Blutkörperchen zu erkennen, von denen sich in keinem der Präparate innerhalb der Kernhöhle, welche von dem bekannten granulirten Gerüst der chromatischen Kernsubstanz durchsetzt ist, auch nur die geringste Spur zeigt.

Das sehr stark durch Hämatoxylin tingirbare Kernkörperchen sieht im frischen Zustande homogen aus; die chromatische Substanz schlägt sich bei der Conservirung in der Regel als ein breiter, solider Mantel an der Peripherie nieder, zuweilen findet man in den Präparaten, dass anstatt eines Hohlraumes mehrere kleinere im Innern des Kernkörperchens entstanden sind. Es wird bei guter Conservirung von den Chromatinfasern des Kerngerüstes getragen, so dass es wie die Spinne im Netz hängt, andernfalls sinkt es abwärts gegen den Kernmantel.

Ein eigenthümliches, noch nicht völlig aufgeklärtes Verhältniss, auf das ich wegen der Vergleichung mit der elektrischen Riesenzelle des Malopterurus ein besonderes Gewicht zu legen habe, ist die Ausbildung einer Art Platte an den Ganglienzellen und zwar stets an der Stelle, wo der Axencylinderfortsatz von ihr entspringt. Hier erscheint die Substanz des Protoplasmas dichter und von abweichender Reaction, so dass diese Stelle bei Doppelfärbung mit Carmin-Hämatoxylin die Hämatoxylinfarbe vorwiegend annimmt; dabei liegt ein eigenthümlicher, weisslicher Glanz auf der Platte, der jedenfalls durch die abweichende Consistenz derselben bedingt ist. Die an anderem Orte näher auszuführende Vergleichung mit der Organisation der Malopteruruszelle ergiebt sich durch die Betrachtung der Art und Weise, wie der Axencylinderfortsatz sich von der Zelle sondert. Der von der Platte abgehende breite Stumpf dieses Fortsatzes ist gewöhnlich mehrfach durchlöchert, wie es z. B. Fig. 5 sehr deutlich zeigt, und somit stellt die Bildung den Uebergang dar zu der Ursprungsweise des Axencylinders an der Malopteruruszelle, wo er von einer durchlöcherten Platte entspringt, die in einem gewissen Abstand vom

Digitized by Google

Zellkörper durch die Verschmelzung eines korbartigen Geflechtes von Protoplasmafortsätzen gebildet wird.

Die Natur des Zellprotoplasmas ist im Allgemeinen körnig-faserig, wie es auch Flemming[1]) in neuerer Zeit beschrieben hat; von einer innigeren Beziehung des Axencylinderfortsatzes zum Kern oder gar zum Kernkörperchen kann nicht die Rede sein. Manche der Gefässcanäle, welche das Innere der Lophiuszellen durchsetzen, sind in den Präparaten wenigstens recht eng, die Wandung zart und mit Kernen sehr spärlich besetzt. Der Durchmesser des Lumens ist häufig geringer als derjenige der rothen Blutkörperchen, und es erscheint daher fraglich, ob diese engen Gefässe nicht vielmehr dem Lymphsystem zuzuweisen sind. Ob eng oder weit, immer ist ihre Selbständigkeit gegenüber der Zellsubstanz oder dem Kern unzweifelhaft zu constatiren, wenn ein solches Lumen gelegentlich auch dicht am Kern entlang zieht.

Die innige Beziehung der Blut- und Lymphgefässe zu dem Complex der Ganglienzellen erfüllt hier offenbar eine doppelte Function: Zunächst dient sie der Zufuhr ernährender Säfte zu dem Organ und bringt das Blut bis tief hinein in die mächtigen Protoplasmakörper, dann aber fixirt sie auch die Zellen in ihrer relativen Lage, weil die Gefässnetze sie halten, als wären sie an Fäden aufgereiht. Beim Schneiden dieses schwammigen Gewebes von bindegewebigem Charakter zerreissen die Stränge sehr leicht, und mit ihnen weichen sofort die Ganglienzellen aus ihrer Stellung; trotz aller Vorsicht findet man daher die feinen Protoplasmafortsätze der Zellen fast regelmässig abgerissen, so dass über den Verbleib derselben Nichts ermittelt werden konnte.

Wo bleiben nun aber die Axencylinderfortsätze selbst? Diese lassen sich allerdings schon leichter verfolgen, sobald man die Gefahr erst überwunden hat, den Wald vor Bäumen nicht zu sehen. Man scheut sich thatsächlich, bevor der Zusammenhang mit der Zelle wirklich constatirt ist, Stränge als Axencylinder anzusprechen, welche die Breite der stärksten bei demselben Fisch sonst vorkommenden mindestens um das Zehnfache übertreffen. Die Axencylinderfortsätze sammeln sich in der Tiefe noch hinter dem Centralcanal in zwei, auf dem Querschnitt rundlichen Feldern (*aa*

1) Vom Bau der Spinalganglienzellen. Festschrift für Henle. S. 12—25. 1882.

Digitized by Google

der Fig. 3), indem die einzelnen Fasern einen enorm ungleichen Durchmesser zeigen, er schwankt nach meinen Messungen zwischen 0,0219 und 0,0036 mm. Die stärkeren Querschnitte erscheinen deutlich punktirt als Andeutung der fibrillären Natur der Faser. Gelegentlich, aber verhältnissmässig selten, sieht man Fasern sich vor dem Eintritt in diese Felder in der Mittellinie kreuzen, wie die bezeichnete Figur einen solchen Fall zur Anschauung bringt; von der ziemlich grossen Anzahl untersuchter Querschnitte desselben Rückenmarks fanden sich nur etwa drei ähnliche Kreuzungen. Nimmt man nun auch an, dass ein Theil derselben sich der Untersuchung zufällig entzog, ein anderer durch ungünstige Messerführung bei der Präparation verloren ging, so wird man doch unzweifelhaft dazu geführt, eine partielle Kreuzung der Fasern anzunehmen.

Der ungleiche Durchmesser der Axencylinder ist zum Theil auf die ungleiche Zellgrösse zurückzuführen, welche ja ebenfalls sehr stark schwankt, wenn auch nicht ganz so beträchtlich; es kommt aber eine Umlagerung der Fibrillenbündel hinzu, indem sich durch Verschmelzungen eine Reduction der Gesammtzahl dieser Kolossalfasern unter grösserer Ausgleichung des Durchmessers herausbildet.

Solche Neugestaltung von selbständig auftretenden Nervenfasern durch Vereinigung von Nervenfibrillen verschiedener Herkunft, wie sie sich beim vorliegenden Material wegen der enormen Dimensionen besonders leicht erweisen und verfolgen lässt, steht gewiss nicht einzig in ihrer Art da, sondern stellt ein allgemein verbreitetes Princip dar und wurde ja bereits von anderen Autoren, z. B. von Ranvier[1]), für die Zellfortsätze der Spinalganglien behauptet. Das Rangiren der zu formirenden, geschlossen vorrückenden Fibrillenbündel grössten Durchmessers vollzieht sich erst allmählich, während die ganze Fasermasse (*a* der Fig. 2 und 3) ihren Weg nach vorwärts nimmt. Selbst wenn sie schon aus der soliden Substanz des Hirnstockes hervorbrechen, sind sie noch nicht sämmtlich formirt, was sich aus dem Fehlen einer regelmässigen Umgrenzung, sowie weiterhin einer festen, reichlich mit Kernen versehenen Henle'schen Scheide kenntlich macht. Sie

1) Technisches Lehrbuch der Histologie. Deutsche Ausg., übers. v. Wyss. S. 665.


Digitized by Google

erreichen je nach ihrer Lage entweder sehr bald die Austrittsstellen der Vaguswurzeln oder nach längerem Verlauf die weiter vorn lagernden Trigeminuswurzeln, welche beiden Nervenbahnen beim Lophius, wie überhaupt bei den Fischen, besonders enge Beziehungen zu einander halten, und verlassen das Gehirn, indem sie sich alsbald sensitiven Wurzeln der genannten Nerven anschliessen.

Das Studium der Faserbestandtheile dieser Wurzeln ist schon an sich höchst interessant wegen der mannichfachen Vertheilung und des ungleichen Charakters der in die Wurzeln eintretenden Faserelemente. Man kann sich bei objectiver Beurtheilung des Bildes, welches die Wurzelquerschnitte im Mikroskop ergeben, der Ueberzeugung nicht verschliessen, dass die Bezeichnung „sensitiv" respective „motorisch" nur καϑ' εξοχὴν gelten kann, und die genaue Angabe der ausserordentlich gemischten Fasergruppirungen zur Zeit noch durchaus mangelt[1]). Es herrschen in den vorderen, also motorischen Wurzeln breite, gut imbibirbare Axencylinder mit stark ausgebildeter Markscheide vor, in den hinteren, sensitiven dominiren Fasern von geringerem Durchmesser, vielfach ohne deutliches Fettmark mit schwach imbibirbaren Axencylindern. Während sich aber stellenweise in die breitfaserigen Wurzeln Gruppen von schmalen Fasern eindrängen, sieht man anderseits vereinzelte ganz breite Axencylinder durch die üppige Markscheide, als schöne „Sonnenbildchen" sich präsentirend, zwischen den schmalfaserigen Wurzeln auftauchen. Es finden sich ausserdem noch bemerkenswerthe Ausnahmen, selbst was den vorwiegenden Fasercharakter anlangt, darunter für mich keine so störend und schwerwiegend als der Nervus acusticus, also ein Sinnesnerv, dessen breite Fasern mit jedem motorischen Nerven concurriren können. Ich werde weiter unten Veranlassung haben, auf diese Ausnahme noch einmal kurz zurückzukommen.

Die bekannte, leider noch so ungenügend festgestellte Thatsache des wechselnden Charakters der Fasern in den Nerven-

1) Wir verdanken Schwalbe wichtige Beiträge über die Kaliberverhältnisse der Nervenfasern (Leipzig 1882), der besonders eine Beziehung der Faserdicke zur Länge des Verlaufes vielfach constatiren konnte. Im vorliegenden Falle sind, wie sich unmittelbar ergiebt, diese Principien nicht wohl in Anwendung zu bringen.


Digitized by Google

wurzeln würde von mir hier gar nicht erwähnt worden sein, wenn nicht die Verbreitung der Kolossalfasern in denselben beim Lophius den thatsächlichen Beweis lieferte, dass sich wirklich Axencylinder bestimmter Ursprungscentren in so auffallend regelloser Weise mischen und gelegentlich fremden Nervenbahnen beigesellen, nicht etwa die Nervenfasern desselben Centrums so ungleichen Charakter tragen.

Die Kolossalfasern, deren Ursprung genau zu verfolgen ist, sind auch in den Wurzeln noch ganz unverkennbar, da sie, wie bereits erwähnt, die breitesten Fasern an Dicke des Axencylinders auch dort noch um das Zehnfache übertreffen, keine Spur eines deutlichen Fettmarkes, dagegen eine ausserordentlich starke, kernreiche Henle-Schwann'sche Scheide zeigen. Der fibrilläre Axencylinder liegt häufig der bindegewebigen Scheide selbst im Balsampräparat noch ganz oder grösstentheils an; im Leben füllt er dieselbe sicherlich gänzlich aus. Der Querschnitt eines solchen Gebildes macht daher bei flüchtiger Betrachtung den Eindruck einer mit Verdickungsschichten umgebenen Zelle, natürlich ohne Kern. Der Faserlängsschnitt zeigt, dass die Fibrillen nicht regelmässig parallel angeordnet sind, sondern sich vielfach durchflechten, so dass die Fläche weniger streifig aussieht, als man nach dem Querschnitt erwarten solle. Die zahlreichen Kerne dringen häufig gegen das Innere vor und sitzen dann scheinbar dem Axencylinder direct auf, ich muss daher annehmen, dass ausser den bindegewebigen Scheidenkernen auch die als „noyau du segment" von Ranvier bezeichnete Kategorie der Kerne zahlreich ist und verhältnissmässig dicht steht. Deutliche Schnürringe fehlen, dagegen knickt sich der Axencylinder durch den welligen Verlauf der Faser und bildet so unregelmässige Einschnürungen.

Während also die eben beschriebenen Fasern, die, wie Fig. 8 sie nach einer mit dem Oberhäuser'schen Zeichenapparat entworfenen Abbildung wiedergiebt, auf den ersten Blick kenntlich sind, als Regel den sensitiven Bahnen des Vagus und Trigeminuswurzeln folgen (es sind in der zur Darstellung gelangten 11 vorhanden), erscheint gelegentlich eine nebst anderen schmalfaserigen Gruppen in eine benachbarte, ihrem sonstigen Charakter nach rein motorische Wurzel wie verirrt beigesellt (vergl. Fig. 8 bei *a*).

Es ist gewiss nicht anzunehmen, dass gerade nur der Lophius so schlechte Ordnung in seinen Nervenbahnen halten wird, sondern

Digitized by Google

dass ganz allgemein der Natur eine gewisse Breite der Variation in der Vertheilung bestimmter Fasern in einzelne Nervenbahnen zusteht. Daraus folgt dann aber wieder unmittelbar, dass wir uns nicht wundern dürfen, wenn ein mit bestimmten Nervenwurzeln vorgenommener physiologischer Versuch nicht immer ein so reines Resultat aufweist, als man billiger Weise glaubte erwarten zu dürfen, sondern dass sich gelegentlich Nebenwirkungen einstellen, die ausser aller Berechnung lagen. Dadurch allein kann eine sonst wohl begründete Theorie über Function einer gewissen Nervenbahn nicht widerlegt werden.

Die kleinere Zahl der ausgetretenen Kolossalfasern (es dürften nach meinen bisherigen Untersuchungen im Ganzen noch nicht fünfzig sein) schliesst sich den Vaguswurzeln, die grössere den Trigeminuswurzeln an; sie lassen sich in denselben ohne wesentliche Veränderung bis zu den Ganglien dieser Nerven verfolgen und treten zwischen die Zellen dieser Nervenknoten ein, indem sie sofort wieder in Büschel kleineren Durchmessers zerfallen, die zwischen sich auch Zellfortsätze der Zellen aufnehmen.

Jenseits der Ganglien tauchen dann in dem Truncus lateralis Vagi, sowie demjenigen des Trigeminus und den zu den Hautbedeckungen des Kopfes verlaufenden Aesten dieses Nerven Faserbündel auf, welche durch ihre noch sehr gleichartige Zusammensetzung, die Dicke der Scheiden und die mangelhafte Ausbildung des Fettmarkes sich als die Fortsetzung der Kolossalfasern darstellen. Ich habe daher an anderer Stelle[1]) meiner Ueberzeugung bereits Ausdruck gegeben, dass diese auffallend mächtige Entwickelung einer bestimmten Nervenbahn mit der in ihrer Art ebenfalls einzig dastehenden Entwickelung des Hautsystems dieses Fisches in Beziehung zu setzen ist.

Die Haut trägt ganze Reihen von Blättchenanhängen, verlängerte Flossenstrahlen mit häutigen als Köder dienenden Verlängerungen und ähnliche die Gestalt maskirende Bildungen.

Nachdem aber die Nerven ihren geschlossenen Verlauf aufgegeben haben, sind sie nicht mehr mit der positiven Sicherheit

1) Ueber den Angelapparat von Lophius piscatorius. Monatsbericht der Akademie der Wissenschaften. 4. December 1884.

Digitized by Google

wie vorher zu verificiren, ich musste mich daher begnügen, ihre innige Beziehung zum Seitennervensystem erkannt zu haben und nannte ihre Ursprungsstätte an der Medulla oblongata daher Lobus nervi lateralis.

Endlich drängt sich bei der hier in Rede stehenden Untersuchung fast unvermeidlich eine Frage in den Vordergrund, an die ich nur mit grossem Widerstreben herantrete, da es ziemlich aussichtslos ist, Anschauungen Eingang zu verschaffen, welche mit denen einer erheblichen Majorität bedeutender Forscher contrastiren; doch glaube ich der Wichtigkeit des Gegenstandes, sowie meiner wissenschaftlichen Ueberzeugung es schuldig zu sein, die gemachten Beobachtungen der Beurtheilung nicht voreingenommener Fachgenossen zu unterbreiten.

Lange genug haben in unserer Litteratur die apolaren Ganglienzellen gespukt und wurden von guten Autoritäten mit voller Ueberzeugung vertreten. Wir haben einsehen gelernt, dass mangelhafte Beobachtung, durch unvollkommene Untersuchungsmethoden veranlasst, diese jetzt als Phantasiegebilde erkannten Elemente entstehen liess. Wenn ich jetzt nach reiflicher Ueberlegung erkläre, dass die unipolaren Ganglienzellen denselben Weg wie die apolaren wandern werden, so muss ich fürchten, augenblicklich noch dem energischsten Widerspruch zu begegnen; denn Autoritäten wie Ranvier, Retzius, Schwalbe und viele Andere sind dafür eingetreten, dass die Zellen der spinalen Ganglien unipolar seien, und gegentheilige Angaben, wie die von Arndt, der sie bipolar sein lässt, kann ich ebenfalls nicht acceptiren.

Ich bestreite keineswegs die Richtigkeit der von den Autoren gegebenen Abbildungen, welche unipolare Spinalganglienzellen zeigen, aber ich behaupte, die Gleichheit oder wenigstens Verwandtschaft der Untersuchungsmethode führte zu den gleichen mit der Wirklichkeit nicht übereinstimmenden Resultaten. Als Fig. 7 und 8 der Tafel IV bildete ich zwei Zellen aus dem Ganglion Gasseri des Lophius unter Benutzung des Oberhäuser'schen Zeichenapparates ab und erkläre es mit jedem unpartheiischen Beurtheiler für unmöglich, dieselben unipolar zu nennen. Die bequeme Wendung, mit der man in solchem Falle unbequeme Beobachtungen in den Hintergrund zu schieben pflegt, lautet bekanntlich: „Das sind Kunstprodukte!" Ich schicke diesen Pfeil aber auf seinen Schützen zurück, denn wer kann es leugnen, dass es viel leichter ist, „mit

Digitized by Google

der Kunst" thatsächlich vorhandene feine Fortsätze zu zerstören, als solche künstlich zu machen.

Es gilt als ein Axiom, dass spinale Ganglien nur an Zerzupfungspräparaten zu studiren seien, während es auf der Hand liegt, dass bei den zu solcher Behandlung nothwendig eingreifenden Proceduren, wie Maceriren, Hin- und Herzerren der Kapsel, Quellung des Inhaltes, Contraction der elastischen Elemente der Kapsel, feine Fortsätze ganz nothwendig verdeckt oder zerstört werden müssen. Ich bin daher überzeugt, in diesem Punkte einen grossen Theil der Fachgenossen auf meiner Seite zu haben, wenn ich behaupte: Ein nach guten Methoden hergestelltes sehr feines Schnittpräparat von sorgfältig conservirtem Material giebt meistens die lehrreichsten Isolirungen von Elementen. Nach Bedarf ersetzt die Benutzung von Schnittserien zum Studium die verloren gegangene Continuität. Alle bisher üblichen Isolirungsmethoden von Ganglienknoten sind wegen des festen, zwischen den Zellen vorhandenen Bindegewebes als roh zu bezeichnen.

Seit dem Jahre 1874, wo ich zuerst dieser hier angeregten Frage meine Aufmerksamkeit zuwandte, ist mir die Existenz zweier, verschieden gebauter Kategorien von Nervenzellen in den spinalen Ganglien der Fische bekannt und habe ich dieselben vielfach demonstrirt, z. B. 1878 auch Rawitz[1]), der in seiner Arbeit über den Bau der Spinalganglien dieselben näher beschreibt und dabei auch der von mir gegebenen Demonstration gedenkt. 1880 hat alsdann mein hochverehrter Freund G. Retzius die gleiche Beobachtung über das Vorkommen der beiden Zellkategorien bei Selachiern veröffentlicht und, wie es scheint, für neu gehalten, da eine gedruckte Mittheilung meinerseits damals nicht vorlag.

Dass die angeführte Beobachtung nicht schon früher, z. B. von Max Schultze[2]) gemacht wurde, der sich so viel mit den Zellen der Spinalganglien der Selachier beschäftigte, und sich bis zum heutigen Tage die Autoren über das Vorkommen bipolarer (oppositipolarer) Ganglienzellen bei den Fischen streiten, sie wo-

1) Ueber den Bau der Spinalganglien. Dieses Archiv 1882, S. 258.

2) Untersuchungen über die Nervenzellen der cerebrospinalen Ganglien und der übrigen peripherischen Kopfganglien. Archiv für Anatomie u. Entwickelungsgesch. 1880. S. 391.

Digitized by Google

möglich gänzlich ableugnen, wie z. B. Stiénon[1]), ist eben nur durch die unglückselige Untersuchungsmethode zu erklären. Ich stimme mit Rawitz so weit überein, dass in der That die oppositipolaren Ganglienzellen nicht die typischen Bildungen für die Spinalganglien sind, sondern dass sie, wie schon Max Schultze es ausdrückte, lokale zellige Erweiterungen des Axencylinders darstellen; auch Ranvier giebt an der oben angeführten Stelle eine Darstellung ihres Baues, welche im Wesentlichen auf dasselbe hinauskommt. Gegen ihre Bedeutung als typische Spinalganglien, d. h. Ganglien der sensitiven Rückenmarkswurzeln, spricht schon das Auftreten derselben in den Wurzelfasern des N. acusticus. Sie sind stets den breitfaserigen Wurzeln eigen, d. h. also solchen, wie die motorischen es der Regel nach sind, dabei ist der zum Centrum gerichtete Fortsatz der Zellen stets von geringerer, gewöhnlich nur der halben Breite, als der zur Peripherie gehende. Dieser letzte Punkt erscheint mir von besonderer Wichtigkeit und soll weiter verwerthet werden.

Die angedeuteten Verhältnisse sind an den Wurzeln der Knochenfische am besten zu studiren, weil ihr Verlauf hier ausserordentlich gestreckt, das Zwischengewebe spärlich und locker ist; bei den Knorpelfischen liegen sie viel gedrängter, die Kapseln sind dicker und kernreicher, dass sie aber deshalb eine ganz andere Zellkategorie darstellen, wird Rawitz wohl Niemand zugeben wollen.

Mit ihnen haben wir es fernerhin auch nicht direkt zu thun, ihre Natur ist histologisch ohne Schwierigkeit klar zu legen, anders verhält es sich aber mit den Ganglienzellen der sensitiven Wurzeln, also mit den eigentlichen Spinalganglien. Ich will gleich hier bemerken, dass die Annahme, es kämen auch in den wirklichen Spinalganglien selbst solche oppositipolaren Zellen vor, was immerhin möglich, wenn auch nicht wahrscheinlich ist, mit dem hier zu Erörternden nicht im Widerspruche steht.

Die zweite Zellform, um die es sich jetzt handelt, ist auf den ersten Blick thatsächlich unipolar, wie es die Abbildungen der angeführten Autoren auch darstellen. Was mich zuerst an der Richtigkeit dieser Darstellungsweise zweifelhaft machte, war die Be-

1) Recherches sur la structure des ganglions spinaux chez les Vertebrés supérieurs. Annales de l'université libre de Bruxelles. 1880.

Digitized by Google

trachtung der Zellen des Sympathicus; auch diese wurden von der Mehrzahl der Autoren als unipolar angegeben, obgleich hier verhältnissmässig leicht die feinen Fortsätze zu beobachten sind, welche hier und da vom Protoplasmakörper gegen die Kapsel verlaufen.

Dann kamen die anfangs viel angezweifelten Angaben über die Spiralfaser an den Zellen des Froschsympathicus (Beale), jetzt von den Autoren sehr allgemein acceptirt; die Zellen wurden also bipolar, das Vorkommen sollte aber ganz vereinzelt sein. Nun empfiehlt neuerdings Ranvier[1]), um die Spiralfaser an Zellen sichtbar zu machen, den Vagus des Frosches zu zerzupfen; die dadurch gewonnenen Elemente könnten vielleicht selbst dem Vagusganglion, also einem spinalen Ganglion, zugehören! Wie dem auch sei, ich habe längst die Ueberzeugung gewonnen, dass die Unterschiede zwischen den Sympathicuszellen und den Zellen der Spinalganglien nicht so tiefgreifende sind, als man für gewöhnlich geneigt ist anzunehmen; denn ich fand nun auch an den Spinalganglienzellen verschiedener Wirbelthierklassen, darunter auch der Säugethiere (Kaninchen), an feinen Schnittpräparaten wohl erhärteten Materials dieselben feinen Fortsätze, wie sie an den Sympathicuszellen sich zeigten. Immer aber hielt mich noch das Bedenken zurück, es könne sich dabei doch um Kunstprodukte handeln, so wenig es auch den Anschein danach hatte. Wer hat denn bisher überhaupt das schrumpfende Protoplasma einer erhärteten Ganglienzelle sich in Fäden ausziehen sehen?

Meinen Zweifeln wurde aber definitiv ein Ende gemacht durch das Studium feiner Schnitte vom Ganglion Gasseri des Lophius, wo sich nicht nur die wiederholt beobachteten feinen Fortsätze in erfreulicher Deutlichkeit zeigten, sondern es zeigte sich dabei ein Bild, welches den Vorwurf, die feinen Fortsätze der Zelle seien durch die Präparation entstanden, mit einem Schlage beseitigte: Es fanden sich wiederholt Protoplasmafortsätze der Zelle, welche, die ersten Schichten der Kapsel durchbrechend, in scheidenartigem Hohlraum eingebettet, als Querschnitte jenseits wieder erschienen!

Von der Realität dieses Bildes, wie es die Figuren 6 und 7 in zwei eclatanten Fällen zur Anschauung bringen, haben sich

1) A. a. O. 778.

Digitized by Google

zahlreiche Collegen, darunter Prof. Waldeyer, überzeugt. Man erkennt auch an beiden Figuren als ein weiteres wichtiges Moment, dass die durchgetretenen feinen Fortsätze eine Neigung bekunden mit einander zu verschmelzen.

Warum gerade an den beiden abgebildeten Zellen, sowie an ähnlich gebauten das sonst schwierig zu erkennende Verhältniss so deutlich hervortritt, erhellt aus der Vertheilung der Protoplasmafortsätze; eben weil das erhärtete Protoplasma der Ganglienzellen brüchig wird und sich nicht in Fäden auszieht, verlieren die dünnen Fädchen ihre Continuität oder brechen gänzlich ab, wenn sie nicht durch ihre einseitige Gruppirung (Fig. 7) oder ausnahmsweis grosse Stärke bei ganz unbedeutenden Antipoden (Fig. 6) genügenden Halt gewinnen. Bei einiger Aufmerksamkeit ist es nicht schwierig, in jedem recht feinen Schnitt des Ganglion Gasseri nach der Längsrichtung der eintretenden Nervenwurzeln solche durch die Kapseln der Zellen tretende Protoplasmafortsätze zu sehen. Im Hinblick auf diese Beobachtung erscheint die Annahme, die feinen Fortsätze seien aus dem Zellprotoplasma durch Schrumpfung „künstlich" herausgezerrt, widersinnig; denn es ist unerfindlich, wie ein so entstandener Fortsatz selbständig die Kapsel durchbohren und sich jenseits seine eigenen Wege bahnen sollte. Die beschriebene Zellkategorie ist also in Wahrheit nicht unipolar, sondern es dominirt nur der eine Fortsatz in sehr bedeutendem Maasse. Es wäre wünschenswerth, dieses besondere Verhältniss mit einem präcisen Ausdruck bezeichnen zu können, was mir in der That nicht ganz leicht erscheint; man könnte die pseudo-unipolaren Zellen vielleicht entweder direkt mit diesem Namen belegen, oder wenn man den negativen Charakter der Bezeichnung pseudo-unipolar scheut, den dominirenden Fortsatz processus regens, die Zelle selbst danach als regentipolar benennen. Bei den gewöhnlichen multipolaren Zellen findet bekanntlich als Regel ein stärkeres Ueberwiegen des Axencylinderfortsatzes nicht statt.

Es fragt sich nun, sind diese pseudo-unipolaren Zellen nur eine Besonderheit gerade des Lophius und bleiben die Spinalganglienzellen der Wirbelthiere sonst thatsächlich unipolar?

Offenbar ist das Vorkommen keineswegs ein ganz vereinzeltes; denn auch bei anderen Fischen habe ich ähnliche Bilder erhalten,

Digitized by Google

wenn sie auch nicht die gleiche Deutlichkeit zeigten. Ebenso zeigen sehr feine Schnitte der Spinalganglien des Kaninchens ausser dem Hauptfortsatz zarte Protoplasmafortsätze, die zur Kapselwand ziehen; eine Durchbohrung der Kapsel liess sich aber bei der Zartheit der Theile nicht mehr mit Sicherheit feststellen.

Ich beschränke mich daher hinsichtlich positiver Behauptungen auf das hier beigebrachte Beweismaterial, das ich jedem für den Gegenstand Interessirten gern bereit bin zu demonstriren.

Schliesslich sei es mir aber wenigstens vergönnt, vermuthungsweise einige einheitliche Gesichtspunkte zu entwickeln, welche mir den beschriebenen Befund besonders annehmbar erscheinen liessen. Nachdem ich mich nun bereits mehr als 25 Jahre mit dem in Rede stehenden Gegenstand beschäftige, darf ich wohl der dabei gewonnenen Ueberzeugung Ausdruck geben, dass es der Natur der Ganglienzellen überhaupt widerspricht, als einzelnes Element nur eine Verbindung mit der Peripherie zu haben. Es ist gar nicht zu verstehen, wie sie conform mit ihren Kameraden arbeiten und als ganze Gruppe sich in den so künstlich abgetrennten Organismus einfügen sollen, wenn nicht eine Beeinflussung der einzelnen Zellen und damit der ganzen Gruppen durch leitende Verbindungen mit anderen Centraltheilen gegeben ist. Eine wirklich unipolare Zelle ist für den Organismus nicht viel mehr werth als eine apolare Zelle.

Man könnte mir nun entgegenhalten, dass auch die unipolare Zelle sehr wohl ihre Verbindungen mit anderen Elementen des Nervensystems haben kann durch die T-förmigen Theilungen der einen Faser, wie sie von den Herren Retzius, Ranvier, Stiénon und Anderen so zahlreich beschrieben wurden. Ich bin gar nicht geneigt, diese Bemerkungen zurückzuweisen; im Gegentheil, ich bekenne mich ausdrücklich zu der von Ranvier besonders scharf vertretenen Anschauung, dass unsere sogenannten Axencylinder als Nervenprimitivfibrillenbündel nur Vereinigungen für einen gewissen Verlauf darstellen, und dass die Gruppirung der Fibrillen sich durch Theilung, Umlagerung, Vermischung mannigfach ändern kann. Für die Spinalganglien scheint der genannte Autor jetzt die Bedeutung der T-förmigen Theilungen ausschliesslich in dem Streben der Vereinigung fibrillärer Elemente zweier Ganglienzellen zu sehen, Stiénon der Beimischung solcher Fibrillen zu Nervenfasern, die das Ganglion passiren.

Digitized by Google

Ich glaube, dass Beides vorkommt, und dass diese Art der Verbindung von einzelnen Ganglienzellen mit anderen nervösen Elementen gleichsam die niedrigste Stufe oder einfachste Form solcher Anordnung kennzeichnet.

Eine höhere Entwicklungstufe würde dadurch entstehen, dass die Fibrillenbündel sich bis zum Zellkörper heran gesondert halten, dass die Zelle also bipolar wird oder opositipolar, wo der eine Theil in gestrecktestem Verlauf dem Centrum, der andere der Peripherie zustrebt.

An solche Formen reihen sich alsdann die bipolaren Zellen mit Spiralfaser, deren vereinzeltes Vorkommen schon darauf hindeutet, dass die Anordnung nur eine Variation verbreiteter Ursprungsweisen darstellen wird. Wir wissen durch übereinstimmende Angaben der Autoren, dass an den Zellen mit Spiralfaser der eine Fortsatz direkt vom Zellkörper abgeht, der andere sich von der Peripherie desselben nach verschiedenen Windungen, die sich wegen der Concurrenz von Kapselfalten genau gar nicht verfolgen lassen, sondert, um schliesslich als geschlossen verlaufende Faser zu erscheinen. Bei der Schwierigkeit dieser Unternehmungen kann wohl Niemand mit Gewissheit behaupten, ob das erste Hervortreten der Spiralfaser aus dem Zellkörper durchaus an einer Stelle erfolgt, oder ob sich mehrere Zellfortsätze zur ersten Anlage vereinigen. Nachdem an der Malopteruruszelle durch meine Untersuchungen die Bildung einer geschlossen auftretenden Nervenfaser (Axencylinder des elektrischen Nerven) durch Verschmelzung von Protoplasmafortsätzen unzweifelhaft dargethan worden ist, muss auch an anderen, nicht so deutlich zu ergründenden Zellen die Annahme einer derartigen Ursprungsweise von Nervenfasern als zulässig erscheinen.

Verhält sich der Ursprung der Spiralfaser thatsächlich so, wie hier angenommen wurde, so ist das Verhältniss in den wesentlichen Punkten das nämliche, wie ich es für die pseudo-unipolaren Zellen behaupte, d. h. ausser dem direkten Hauptfortsatz entsteht ein anderer, vielleicht selbst mehrere durch Verschmelzung von peripherischen Verlängerungen des Zellprotoplasma's, welche die Zellkapsel in Windungen umziehen, mit dem einzigen Unterschiede, dass es nicht zur Bildung regelmässiger Spiralfasern kommt.

Bei den typischen multipolaren Ganglienzellen tritt endlich

Digitized by Google

ein grösseres Gleichgewicht zwischen den Fortsätzen ein, indem der eigentliche Axencylinderfortsatz nicht mehr so stark dominirt, die in das Nervennetz sich auflösenden, mächtigen Protoplasmafortsätze die Möglichkeit der Verbindung mit mannichfach gelagerten, anderen nervösen Centren ergeben.

Mit Rücksicht auf die soeben skizzirten allgemeinen Anschauungen scheint es mir factisch kein Sacrilegium an der Wissenschaft zu bedeuten, wenn wir uns genöthigt sehen sollten, die bisher als unipolar bezeichneten nervösen Elemente, fernerhin als pseudo-unipolar zu betrachten.

Erklärung der Figuren auf Tafel III und IV.

Fig. 1. Das ganze Gehirn von Lophius piscatorius von oben gesehen. Nat. Gr.

Fig. 2. Die Medulla oblongata desselben, hinter dem Kleinhirn quer abgeschnitten, etwas schräg von der rechten Seite und oben gesehen. L l = Lobus nervi lateralis, a = Bündel der nach vorn ziehenden Kolossalfasern, c = Lage des als Fig. 3 abgebildeten Schnittes. Vergr. etwa 6.

Fig. 3. Querschnitt der Medulla oblongata aus der bezeichneten Gegend. R a Radix anterior; P = Pia mater. Die anderen Bezeichnungen wie Fig. 2. Vergr. 30.

Fig. 4. Riesenganglienzelle des Lobus nervi lateralis mit zahlreichen Gefässdurchbohrungen. c a = Axencylinderfortsatz. Vergr. 350. Hartn. V, Oberh. Zeich.-App.

Fig. 5. Wie Fig. 4.

Fig. 6. Zelle des Ganglion Gasseri vom Lophius aus einem feinen Schnitt. Bei x Durchtreten von Protoplasmafortsätzen durch die Kapsel. c a = Hauptfortsatz, s = Scheide dieses Fortsatzes. Vergr. 500. Hartn. VII, Oberh. Zeich.-App.

Der Kern war durch den Schnitt grösstentheils entfernt, er wurde nach einer benachbarten Zelle ergänzt.

Die Kerne in dieser und der folgenden Figur sind etwas zusammengesunken.

Fig. 7. Wie Fig. 6. Bei „k“ ist eine zufällig vorbeiziehende Kolassalfaser im Schrägschnitt getroffen.

Fig. 8. Querschnitt einer Trigeminuswurzel des zweiten Astes. Bei „b“ die Querschnitte der Kolossalfasern in der stark gemischten (sensitiven) Wurzel. Bei „a“ eine verirrte Kolossalfaser in einer Wurzel von vorwiegend motorischem Charakter. Vergr. 165.

Digitized by Google

Ueber die Befruchtung bei Arion empiricorum.

Von

Gustav Platner.

Hierzu Tafel V u. VI.

Unsere Kenntnisse über den Vorgang der Befruchtung, welche noch vor wenigen Jahren kaum nennenswerth waren, sind in der letzten Zeit bedeutend erweitert worden. Die bahnbrechenden Untersuchungen wurden bei verschiedenen Thierarten gemacht, so namentlich bei den Echinodermen durch Hertwig, Fol, Selenka und Flemming. Sehr genaue neuere Beobachtungen dieses Prozesses bei Ascaris besitzen wir von Nussbaum und van Beneden, nachdem schon früher Auerbach und Schneider ihn hier freilich mit geringerem Erfolg studirt hatten. Mit der Erforschung der Befruchtung bei den Gastropoden haben sich ebenfalls zahlreiche Autoren beschäftigt, von denen hier nur Warneck, Bütschli, Fol, Hertwig, Trinchese, Mark und Blochmann genannt sein sollen.

Da ich mich mit dem Studium der Struktur und Genese der Geschlechtsprodukte der Pulmonaten eingehender befasst hatte, so bemühte ich mich auch den Vorgang der Befruchtung hier genauer zu verfolgen, als dies bisher geschehen war. Indem ich hierzu Arion zum Untersuchungsobjekt wählte, war namentlich der Grund maassgebend, dass es mir bei diesem Thier gelungen war nach Herstellung günstiger Lebensbedingungen, das heisst durch möglichst getreue Nachahmung der Verhältnisse, unter welchen es in der Freiheit existirt, nicht nur den Vorgang der Begattung in der Gefangenschaft häufig zu beobachten, sondern auch jedesmal im Anschluss hieran die Ablegung entwicklungsfähiger Eier zu konstatiren. Dadurch war mir die Gelegenheit geboten, mich mit dem nöthigen Material in ausreichender Menge zu versehen. Die Weinbergschnecken (Helix), welche ich am liebsten für meine Untersuchungen verwendet hätte, erwiesen sich leider hierfür unbrauchbar, da die Gefangenschaft

Digitized by Google

bei ihnen tiefgreifende Störungen der Geschlechtsfunktionen bewirkt. Ich musste mich also vorerst auf Arion beschränken.

Der Vorgang der Begattung bei den Schnecken ist so bekannt, dass ich es für überflüssig halte hier näher darauf einzugehen. Die Zeit, welche nach demselben bis zur Ablegung der Eier verstreicht, zeigte sich bei Arion als sehr wechselnd an Dauer. Der kürzeste Termin betrug bei meinen Beobachtungen 17 Tage, der längste $5^1/_2$ Woche. Maassgebend hierfür ist der Grad der Entwicklung, welchen die Thiere zur Zeit der Begattung erlangt haben. Da nun dieser im Allgemeinen der Jahreszeit entspricht, so wird es erklärlich, dass ich bei Exemplaren, welche sich in den Monaten Juli und August begatteten, die längsten, bei solchen wo dies erst im September oder gar zu Anfang Oktober geschah, die kürzern Zwischenräume beobachtete. Als Mittelwerth einer grössern Anzahl von Fällen fand sich die Dauer von etwas über 4 Wochen.

Oeffnet man ein eben abgelegtes Ei, so gewahrt man in dem wasserhellen flüssigen Eiweiss, wofern es nicht in der Schale hängen geblieben ist, ein kleines, weisses, mit blossem Auge leicht wahrnehmbares Scheibchen. Dieses erwies sich bei der mikroskopischen Untersuchung als aus einer grossen Anzahl von Furchungskugeln zusammengesetzt. Der Prozess der Furchung war also hier schon beendigt.

Ich untersuchte nun den Inhalt des Uterus zu den verschiedensten Zeiten nach der Begattung, sodann nachdem eine verschieden grosse Anzahl von Eiern abgelegt war. Durch diese freilich etwas mühsame und langwierige Methode gelangte ich schliesslich zu dem Verfahren, welchem ich die Möglichkeit der später mitgetheilten Beobachtungen verdanke. Ich will dieses hier kurz angeben.

An dem Uterus von Arion empiricorum bemerkt man dicht unterhalb der Eiweissdrüsse zwei Querfalten, welche sich durch ihre gelbe Färbung scharf von den übrigen Abschnitten dieses Organs unterscheiden. Sie markiren diejenige Stelle, wo das Ei, nachdem sich die beiden ersten Furchungskugeln gebildet haben, von der Eiweissdrüse aus mit einer starken Schicht homogenen Eiweisses umgeben wird. Sein Durchmesser vergrössert sich dadurch plötzlich auf 3 mm und mehr. In der oberhalb gelegenen Partie des Uterus mussten sich die vorhergehenden Stadien der Befruchtung finden. Dieses gelingt aber dann erst mit Erfolg, wenn bereits eine grössere Anzahl Eier, etwa 70—100 abgelegt

Digitized by Google

ist. Der erwähnte Abschnitt des Uterus zeigt sich dann mit einer grossen Anzahl Eier gefüllt, welche von oben beginnend in regelmässiger Aufeinanderfolge alle Stadien vom Eindringen des Spermatosoms bis zum Ablauf der ersten Furchung erkennen liesen. In einer frühern Zeit trifft man kaum vereinzelte Eier hier. Es scheint also erst in der erwähnten Epoche eine grössere Zahl derselben sich hier zu stauen und anzusammeln.

Hatte ich nun anfangs gedacht, meine Beobachtungen vorwiegend an frischem Material machen zu können, so sah ich bald ein, dass ich hiermit bei den grossen, mit blossem Auge schon wahrnehmbaren Eiern nicht viel weiter kommen würde als meine Vorgänger auch. Ich wandte mich daher zu der freilich mühsamern aber ungleich sicherern Methode der Schnittserien, welche allein eine genaue Erforschung ermöglichte. Zu diesem Zweck verfuhr ich folgendermaassen: Da die Ablegung der Eier sich meist über einen ganzen Tag oder noch länger hinzieht, so gelingt es leicht, den passenden Moment zu treffen. Die Thiere wurden dann rasch geöffnet und der genannte oberste Abschnitt des Uterus, nachdem er aus der ihn grösstentheils umhüllenden Eiweissdrüse herausgeschält war, in Chrom-Osmium-Essigsäure mindestens eine halbe Stunde gehärtet. Der Uterus sammt den hüllenlosen Eiern, welche er enthält, ist der Einwirkung der Reagentien leicht zugänglich. Nach Auswaschen mit destillirtem Wasser und Nachhärtung durch Alkohol bettete ich ihn in Celloidin ein und färbte die davon angefertigten dünnen Schnitte erst schwach mit Hämatoxylin und dann mit Safranin.

Da dasselbe Ei in mehrere Schnitte fällt und es wünschenswerth ist, die aufeinander folgenden Stadien der Befruchtung in ihrem natürlichen Zusammenhang zu erhalten, so ist es gut, Serien zu schneiden. Ich schloss die Präparate meist zwischen zwei Deckgläschen auf durchbohrten Objektträgern ein.

Eine Untersuchung derartiger Schnitte, in denen die einzelnen Theile ihren Zusammenhang stets völlig bewahrt hatten, ergiebt nun, dass die Uterushöhle ausser den Eiern noch Samenfäden in zahlloser Menge enthält. In hohem Grade auffallend ist, dass die letztern, durch eine homogene Substanz verbunden, fast durchweg in der Ebene der Schnitte liegen, nur vereinzelte trifft man quer oder schief durchschnitten. Dieses Verhalten ist von grosser Wichtigkeit. Indem nämlich die Eier in der Längsrichtung

Digitized by Google

des Uterus weiter rücken, die Spermatosomen aber senkrecht hierauf orientirt sind, gewinnen letztere am ersten Gelegenheit, sich in die vorbei passirenden Eier einzubohren. Von gradezu unschätzbarem Werth ist diese Thatsache aber für die Beobachtung. Dadurch, dass die Spermatosomen auch beim Eindringen in die Eier ihre ursprüngliche Richtung ziemlich einhalten, gelingt es oft, sie in einem Querschnitt des Eies in ihrer ganzen Länge oder doch einem grossen Theil derselben innerhalb des Dotters zu verfolgen.

In den Stadien, in welchen ich die Eier untersuchte, waren die Richtungskörperchen immer schon gebildet, wahrscheinlich läuft dieser Prozess also bereits im Eileiter ab. Ich vermag daher über den Modus desselben keine näheren Angaben zu machen, hoffe aber, dass es mir bei erneuten Untersuchungen doch gelingen wird, auch diese Lücke ausfüllen zu können. Meist hafteten die Richtungskörperchen am Dotter gar nicht mehr an, sondern lagen oft weit davon entfernt im Uterus zerstreut. In den Fällen, wo sie sich noch nicht von dem Eie entfernt hatten, konstatirte ich deren stets drei Stück.

Diese besassen ein fein granulirtes Protoplasma und zeigten ausserdem eine wechselnde Anzahl vakuolenartiger Bildungen, welche meist ein einzelnes dunkleres aber nicht gefärbtes Körperchen in ihrer Höhlung trugen. Es waren dies offenbar Zerfallsprodukte des einfachen, stark tingirten Kernkörperchens, welches sich in den frühsten von mir beobachteten Stadien fand (Figur 6). Dieses lag hier in einer rundlichen, von einer deutlichen Hülle umschlossenen Kernhöhle. Wo die Richtungskörperchen im Zusammenhang vorhanden waren, sassen sie bogenförmig aneinander gereiht auf einem der Eiperipherie mit stark verbreiteter Basis aufsitzenden, von Dotterkörnchen freien Protoplasmahügel (Fig. 5). Sie besassen ebensowenig wie die Eier eine Membran, wofür die Thatsache den besten Beweis liefert, dass ich zuweilen in freien Exemplaren derselben eingedrungene Spermatosomen bemerkte. Bei solchen stiessen mir auch zuweilen Theilungsphasen auf, nämlich einmal eine Spindel mit äquatorialer Körnerplatte und sodann eine gleiche, welche in der Durchschnürung begriffen war, also im Stadium der Sanduhrform.

Es folgt aus diesem Befund, dass die Dreizahl wohl durch eine indirekte Theilung eines der beiden ursprünglichen Richtungs-

Digitized by Google

körperchen bedingt wird, wie dies auch sonst noch bei Gastropoden und andern Thieren vorkommt.

Die Entdeckung der Richtungskörperchen wird Carus[1]) bei den Gastropoden zugeschrieben, ob mit Recht will ich dahingestellt sein lassen.

Friedr. Müller[2]) sah dieselben sich vor der Furchung bei Limapontia bilden und nannte sie, da ihr Ursprungsort die Richtung der ersten Furchungsebene bestimmt „Richtungsblasen“.

Warneck[3]) sah in den Eiern von Limnaeus und Limax, in welchen die Richtungskörperchen noch nicht gebildet waren, einen hellen Fleck, welcher anfangs rund war, sich dann aber in der Richtung eines Dotterdurchmessers verlängerte und nachdem er sich getheilt hatte, an die Eiperipherie trat. Er hatte in diesem Falle wohl das zu einer Richtungsspindel verlängerte Keimbläschen vor sich. Sobald dieses Gebilde die Dottergrenze erreicht hatte, erschien es als ein stumpfer Kegel mit nach der Peripherie gerichteter Basis. Oberhalb desselben befand sich ein sichelförmiger Streifen homogenen Protoplasmas. Aus diesem gingen die Richtungskörperchen hervor, ohne dass sich die beiden Kerne daran betheiligt hätten. Das erste Richtungskörperchen stellte sich dar als ein Bläschen mit albuminoidem Inhalt und darin zerstreuten Körnchen. Im zweiten Richtungskörperchen fand er einen Kern mit Kernkörperchen. Es erschien ihm dunkler als das erste wegen der darin enthaltenen grossen Zahl von Körnchen. Beide entstehen vor der Furchung. Die Hülle derselben ist ihrem Ursprung nach identisch mit der Dotterhülle, und ihr Inhalt entstammt der sichelförmigen Protoplasmaanhäufung. Die Richtungskörperchen haben keinen Antheil an der Bildung des Embryo, sondern bleiben unverändert bestehen, bis derselbe sich im Ei befindet. Warneck vermuthete, dass der Punkt, von dem die Richtungskörperchen ausgegangen sind, der Entstehungsort für die erste Furche wird.

---

1) Carus, Sur la rotation de l'embryon dans l'oeuf des mollusques gastéropodes. Bulletin de Férrusac. Paris 1828. T. XIV. p. 132.

2) Friedr. Müller, Zur Kenntniss des Furchungsprozesses im Schneckenei. Arch. f. Naturgesch. Berlin 1848. Bd. I. p. 1.

3) Warneck, Ueber die Bildung und Entwicklung des Embryos bei den Gastropoden. Bulletin de la société imp. des Naturalistes de Moscou. Tom. XXIII No. 1, p. 90—194, Taf. II—IV. 1850.


Digitized by Google

Er hält es für wahrscheinlich, dass durch dieselben eine albuminoide Flüssigkeit aus dem Dotter entfernt wird und war demnach der erste, welcher sie für Exkretstoffe ansah.

Strahlenfiguren wurden zuerst von Derbés[4]) bei der Furchung von Echinus esculentus erwähnt.

Robin[5]) beschrieb sehr genau, wie die Richtungskörperchen aus dem Dotter hervorknospten und abgeschnürt wurden. Doch stellt er völlig jede genetische Beziehung zwischen ihnen und dem Keimbläschen, welches vorher verschwunden war, in Abrede.

Er beobachtete bei Pulmonaten und Hirudineen die Entstehung von drei Richtungskörperchen, ja zuweilen selbst von vier. Das von ihm beschriebene Verschmelzen einzelner Richtungskörperchen miteinander fand keine weitere Bestätigung.

Eine Spindel wurde zuerst von A. Kowalesky[6]) abgebildet und beschrieben, wenn auch ungenau.

Das Jahr 1873 brachte drei wichtige Arbeiten für die Karyokinese namentlich bei der Befruchtung von Bütschli[7]), Fol[8]) und Schneider[9]). Ja der letztere muss als der eigentliche Entdecker der Karyokinese angesehen werden, da er zuerst zusammenhängende Angaben machte. Leider wurde seine Veröffentlichung damals nicht in weitern Kreisen bekannt.

Fol[10]) beschrieb zuerst die Sonnenfiguren bei der Bildung der Richtungskörperchen in den Eiern von Cymbulia Peronii und Cavolina tridentata (l. c. p. 105).

---

4) Derbès, Observations sur le mécanisme et les phénomènes qui accompagnent la formation de l'embryon chez l'oursin comestible. Ann. d. sc. nat. 3me Série. Zoologie T. VIII. p. 90. 1847.

5) Robin, Mémoire sur les globules polaires de l'ovule. Journ. de la Physiologie de l'homme et des animaux. T. V. p. 149—190. 1862.

6) Alexander Kowalevsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. de l'Acad. imp. d. Sc. de St. Petersbourg. Sér. VII. T. XVI No. 12. 1871. p. 13. Taf. IV. Fig. 24.

7) Bütschli, Beiträge zur Kenntniss der freilebenden Nematoden. Nova Acta Acad. caes. Leop.-Carol. Bd. XXXVI. No. 5, 144 p., Taf. XVII—XXVII. 1873.

8) Fol, Die erste Entwicklung des Geryonideneies. Jenaische Zeitschr. f. Medizin u. Naturwissensch. Bd. VII. p. 471—492. 1873.

9) A. Schneider, Untersuchungen über Plathelminthen. Jahrb. d. Oberhess. Gesellsch. f. Nat. u. Heilkunde. 1873.

10) Fol, I. Mémoire sur le développement des Ptéropodes. Arch. d. Zool. exp. de Lacaze Duthiers. T. IV. p. 1—214. Pl. I—X. 1875.

Digitized by Google

Die Spindelfasern mit ihren äquatorialen Körnern entdeckte Bütschli[11]) hier. Er lässt freilich die ganze Richtungsspindel, welche er als aus dem Keimfleck hervorgehend betrachtet, ausgestossen werden und die beiden Richtungskörperchen bilden. Unterhalb dieser sollten Kerne im Dotter neu entstehen.

Es gebührt Hertwig[11]) das Verdienst erkannt zu haben, dass die eine Hälfte der Richtungsspindel in das Richtungskörperchen übergeht, während die andere im Dotter zurückbleibt und sich wieder zu einer vollständigen Spindel zusammenschliesst, deren äusserer Aster allerdings, da der Pol der Peripherie dicht anliegt, nur in seiner äquatorialen Hälfte entwickelt ist. Aus dieser zweiten Richtungsspindel entsteht, indem die äussere Hälfte abermals in eine kegelförmige Erhebung des Dotters hineinrückt, die sich weiterhin abschnürt, das zweite Richtungskörperchen durch eine Theilung derselben. Hertwig sagt daher (l. c. p. 28): „Aus den hier angestellten Betrachtungen geht klar hervor, dass die Bildung eines jeden Richtungskörperchens nach Art der Zelltheilung erfolgt.“ Er machte diese schönen Beobachtungen bei Haemopis und Nephelis. Das zuerst entstandene Richtungskörperchen theilte sich durch Durchschnürung. Ob hier eine Zelltheilung vorlag, woran zunächst zu denken war, liess sich nicht entscheiden, da das Verhalten der Kerntheile nicht so leicht festzustellen war.

In gleicher Weise wies Hertwig[13]) später die Bildung der Richtungskörperchen bei Asteracanthion nach.

Der grosse Keimfleck besteht auch bei diesen Thieren aus einem kleinern excentrisch gelegenen, schwächer lichtbrechenden Körper, welcher sich intensiver färbt, und einem grössern, die Hauptmasse bildenden, stärker lichtbrechenden, glänzenden Theil,

---

11) Bütschli, Vorläufige Mittheilung über Untersuchungen, betreffend die ersten Entwicklungsvorgänge im befruchteten Ei von Nematoden und Schnecken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXV. p. 201—213. 1875.

Idem — Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Abh. d. Senckenberg. naturf. Gesellsch. Bd. X. p. 213—464, 15 Taf. 1876.

12) Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. II. Theil. Morph. Jahrb. Bd. III. p. 1—86. 1877.

13) Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. III. Theil. Morph. Jahrb. Bd. IV. p. 156—175. Taf. VI—VIII und p. 177—213. Taf. IX—XI. 1878.

Digitized by Google

welcher Farbstoffe nicht annimmt. Ich habe beide Substanzen im Anschluss an van Beneden benannt und zwar die grössere als Hyalosoma, die kleinere als Keimkörperchen und werde mich dieser Bezeichnungen auch hier bedienen. Nach Behandlung mit Säuren fand nun Hertwig, dass das Keimkörperchen sich verlängerte und einen Fortsatz in den Protoplasmahöcker hineinsandte, welcher neben dem Keimbläschen in dieses etwas hineinragend entstanden war. Die Substanz des Keimkörperchens zieht sich in dieser Weise mehr und mehr in den erwähnten Protoplasmahöcker hinein, wobei sie in Körnchen sich auflösst. Auch das Hyalosoma zerfällt und seine Bruchstücke stehen in einzelnen Fällen durch Fäden mit dem Protoplasmahöcker in Verbindung. In dem letztern sind schon vorher erst eine und dann noch eine zweite Strahlenfigur aufgetreten. Die auf diese Weise entstandene anfangs quere Richtungsspindel, in welche also die Substanz des Keimflecks beinah vollständig aufgegangen ist, stellt sich dann senkrecht zur Oberfläche des Dotters und die Bildung der beiden Richtungskörperchen durch zwei aufeinanderfolgende Theilungen derselben geschieht in der schon beschriebenen Weise.

In ähnlicher Weise sah Hertwig die Bildung der Richtungskörperchen bei Sphaerechinus brevispinosus erfolgen, während er[14]) früher bei den Echiniden die Richtungsspindel nicht beobachtet hatte. Auch bei einigen Pteropoden, welche er untersuchte, verlief die Bildung der beiden Richtungskörperchen in entsprechender Weise.

Fol[15]) konnte über die Beziehung des Keimflecks zur Richtungsspindel zu keinem entscheidenden Resultat kommen. Er sagt daher (l. c. p. 20): „Je préfère donc considérer la participation de la tache germinative à la formation de l'amphiaster de rebut comme improbable, mais sans oser la nier absolument. Il est certain, en tout cas, que la majeure partie de cette tache se dissout simplement dans la substance de la vésicule germinative." Im Uebrigen stimmen seine Angaben über die Bildung der Richtungskörperchen mit dem von Hertwig beschriebenen Modus überein.

14) Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. I. Theil. Morph. Jahrb. Bd. I. p. 347—434. Taf. X bis XIII. 1876.

15) Fol, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Genève. 1879.


Digitized by Google

Das Gleiche gilt von den Resultaten, welche Trinchese, Mark und Blochmann erhielten.

Trinchese[16]) untersuchte hauptsächlich bei Amphorina coerulea und Ercolania Siottii. Die Richtungskörperchen gehen hier aus einem am animalen Pol befindlichen hellen, von Dotterkörnchen freien Protoplasmafleck (area polare) hervor, indem sich in der Mitte desselben eine kegelförmige Erhebung bildet. In diese letztere, welche rasch zunimmt, tritt die äussere Hälfte der Richtungsspindel ein. Diese selbst entsteht aus dem in der Richtung eines Dotterdurchmessers verlängerten Keimbläschen. Der Richtungsamphiaster theilt sich nun in der Mitte und beide Hälften desselben zeigen wieder Spindelform. Die im ersten Richtungskörperchen enthaltene Spindel liefert durch Theilung zwei Richtungskörperchen. Die im Dotter befindliche Spindel stellt den zweiten Richtungsamphiaster dar, welcher in ähnlicher Weise noch ein Richtungskörperchen bildet, die Gesammtzahl derselben beträgt demnach drei. Die Ausstossung derselben wird begünstigt durch eine jedesmal hierbei erfolgende Abplattung des Dotters in der Richtung der Richtungsachse (asse direzionale), welche am stärksten am Richtungspol ausgeprägt ist, welcher selbst konkav erscheint.

Ueber die Entstehung des ersten Richtungsamphiasters bei Limax campestris vermochte Mark[17]) keinen Aufschluss zu erhalten, da derselbe in den frühesten Stadien, welche er beobachtete, bereits völlig ausgebildet war. Derselbe lag mitten im Dotter und bestand aus zwei gleichmässig entwickelten Sonnenfiguren, deren Strahlen nach einem imaginären Centrum zusammenliefen. Sie erreichten dieses demnach nicht, vielmehr erschien hier eine scharf begrenzte rundliche Protoplasmaanhäufung (area). Zwischen diesen beiden Polfeldern verliefen leicht gekrümmt die Spindelfasern,

---

16) Trinchese, I primi momenti dell' evoluzione nei Molluscі. Atti della R. Acad. dei Lincei Serie terza. Vol. VII. 1880.

17) Mark, On early stages in the embryology of Limax campestris. Zool. Anz. Jahrg. II No. 38. p. 493—496. 22. Sept. 1879.

Id. — Maturation, Fecundation and Segmentation of Limax campestris, Binney. Bull. of the Mus. of comp. Zool. at Harvard College. Cambridge. Oktober 1881.

NB. Meine Angaben beziehen sich stets auf letztere Arbeit.

Digitized by Google

welche im Aequator Verdickungen (thickenings) zeigten. Diese färbten sich stärker mit Beale's Carmin und ihre Zahl belief sich auf 20. Die Länge der Spindel betrug ein Drittel des Dotterdurchmessers. In der Umgebung des äussern Asters, welcher bei der Bewegung des ganzen Amphiaster nach der Dottergrenze hin der Peripherie am nächsten kam, wichen die Dotterkugeln mehr und mehr zurück. Oberhalb entstand eine Erhebung des von diesen Elementen hier freien Protoplasmas, in welche der äussere Aster mehr und mehr hineinrückte. Die Strahlen desselben wurden hierbei erst seitwärts und sodann selbst rückwärts gedrängt. Der von ihnen freie Raum zeigte sich anfangs unter der Form eines mit seiner Basis nach der Peripherie gerichteten Kegels, welcher immer stumpfer wurde, bis schliesslich die centrale, sich mehr und mehr abplattende Protoplasmamasse des Centrums des Asters direkt im Scheitel der kegelförmigen Erhebung lag. Die äquatorialen Elemente der Spindel hatten sich inzwischen getheilt, sodass ihre Gesammtzahl jetzt etwa 40 – 50 betrug. Wenn die Abschnürung des Richtungskörperchens, welches jetzt die äussere Hälfte des Richtungsamphiaster völlig enthielt, auf die Spindelfasern im Aequator übergriff, erschien hier eine Verdickung (cell-plate), längs welcher die Trennung erfolgte. Das Hervorgehen des zweiten Richtungsamphiaster aus der innern im Dotter verbliebenen Hälfte des ersten konnte Mark nicht beobachten. Der erstere erschien in den Stadien, wo er ihn zuerst erblickte, immer schon ganz entwickelt mit zwei gleichmässig und völlig entwickelten Sonnenfiguren, von denen die eine nahe der Peripherie da, wo das erste Richtungskörperchen ausgetreten war, lag, ohne dieselbe aber zu berühren, während die andere sich nicht weit vom Centrum des Dotters befand. Aus gewissen Eigenschaften des zweiten Richtungsamphiaster glaubte nun Mark schliessen zu müssen, dass derselbe nach Art der Zelltheilung aus einem aus der innern Hälfte des ersten hervorgegangenen Kern entstehe. Diese Annahme, welche sich also auf keine direkte Beobachtung stützt, scheint mir in Anbetracht ihrer unzulänglichen Begründung und des Widerspruchs, in dem sie mit den Resultaten anderer Forscher steht, indessen wenig wahrscheinlich. Die Bildung des zweiten Richtungskörperchens erfolgte nun in gleicher Weise wie die des ersten. In beiden Fällen kam es zu einer besonders am animalen Pol sich geltend machenden und später sich wieder ausgleichenden Abplattung

Digitized by Google

des Dotters, wodurch die äussere Hälfte des Amphiasters gleichsam aus diesem herausgedrängt wurde.

Eine merkwürdige Beobachtung Mark's möchte ich noch erwähnen. Er fand nämlich, dass die Strahlen der Aster in einzelnen Fällen keinen gestreckten Verlauf hatten, sondern sämmtlich mehr oder weniger eine oft sehr ausgebildete spiralige Krümmung zeigten. Diese eigenthümliche Erscheinung begegnete ihm bei dem ersten Richtungsamphiaster nur an dem äussern Aster, bei dem zweiten meist an dem innern. Nie traf er sie an beiden Astern zugleich.

Blochmann[18]) beobachtete bei Neritina Fluviatilis in ähnlicher Weise wie Trinchese das Entstehen von drei Richtungskörperchen.

Von Wichtigkeit ist der Umstand, dass deren Ausstossung ohne irgend welche Abweichung des Verlaufs hier bei unbefruchteten Eiern erfolgt. Weiterhin zeigten diese nur eine unregelmässige Zerklüftung des Dotters, ohne dass sich der Eikern irgendwie hieran unter Bildung von Mitosen betheiligt hätte.

Die Untersuchungen Nussbaum's[19]) und van Beneden's[20]) bei Ascaris megalocephala ergaben das direkte Entstehen der Richtungsspindel aus den geformten Inhaltsbestandtheilen des Keimbläschens, doch differiren die Angaben beider Forscher über die Theilungsphänomene bei Ausstossung der Richtungskörperchen.

Was nun die Bedeutung der Richtungskörperchen anlangt, so sind hierfür namentlich folgende Punkte beachtenswerth: Die Richtungskörperchen können sich in Eiern bilden, welche überhaupt nicht befruchtet werden (Blochmann). Auch van Beneden[21]) kommt für das Kaninchen zu einem ähnlichen Resultat: „La disparition de la vésicule germinative, la production des corps directeurs, le retrait du vitellus et la cessation de toute séparation en substance corticale et medullaire sont des phénomènes indepen-

---

18) Blochmann, Ueber die Entwicklung der Neritina fluviatilis Müll. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVI. p. 125—175. Taf. VI—IX. 1882.

19) Nussbaum, Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXIII.

20) Van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf et la fécondation. Ascaris megalocephala. Arch. de Biologie. T. IV. 1883.

21) Van Beneden, La maturation de l'oeuf, la fécondation etc. d'après des recherches faites chez le lapin. Bull. Acad. R. de Belgique. 1875.

Digitized by Google

tants de la fécondation. Ils se rattachent à la maturation de l'ovule. Chez le lapin ils s'accomplissent dans l'ovaire".

Bei den Seeigeln bilden sich die Richtungskörperchen schon im Ovarium und gehen hier verloren (Fol, Hertwig, Selenka). Das Ei wird hingegen erst nach der Ablegung befruchtet. Bei Arion dringen die Samenfäden im Uterus, aber erst nach Ausstossung der Richtungskörperchen ein. Bei Limax findet die Befruchtung bei der Ablegung der Eier und vor der Entstehung der Richtungskörperchen statt (Mark). Die Spermatosomen bleiben in diesem letztern Fall ebenso wie auch bei Ascaris ruhig im Dotter liegen und warten dort erst die Eliminirung der Richtungskörperchen ab, ehe sie sich weiter entwickeln und mit dem Eikern in Verbindung treten (Nussbaum, van Beneden).

Man muss somit zu dem Schluss kommen, dass die Ausstossung der Richtungskörperchen ein für die Befruchtung vorbereitender und zu derem regelrechten Verlauf unbedingt nothwendiger Prozess ist, aber ein keineswegs durch dieselbe hervorgerufenes Phänomen darstellt. Aehnlich spricht sich Hensen aus.

Es scheint mir wahrscheinlich, dass es sich hierbei um eine Entfernung von Kernbestandtheilen handelt, welche später durch den Spermakern wieder ersetzt werden.

Nachdem in den Eiern von Arion die Richtungskörperchen und zwar wie erwähnt wahrscheinlich schon im Eileiter sich gebildet haben, geht in dem obersten Ende des Uterus die Befruchtung vor sich.

Zur Zeit, wo das Eindringen der Spermatosomen erfolgt, liegt der Eikern excentrisch dicht an der Grenze des Dotters, da wo die Richtungskörperchen ausgetreten sind, also an dem sogenannten animalen oder Richtungspol. Derselbe ist in diesem Stadium rund oder oval, von einer deutlichen Membran umschlossen und birgt in seinem Innern eine grössere Anzahl anfangs unregelmässiger, später aber völlig rund erscheinender Körperchen, welche jetzt noch ganz homogen sind und sich mit Safranin gleichmässig ziemlich stark färben. Das Ei ist nackt und zeigt nur in seiner Peripherie eine von Dotterkörnchen freie Schicht fein granulirten Protoplasmas, deren Breite beträchtlichen Schwankungen unterliegt. Meist erscheint sie kaum angedeutet, zuweilen etwas stärker entwickelt. Nach innen geht sie ohne scharfe Grenze in den Dotter über, indem dessen Körnchen allmählich zunehmen. Zu meinen

Digitized by Google

frühern Angaben füge ich noch die Beschreibung Mark's[22]) bei Limax hinzu, welche ohne Einschränkung auch für Arion gilt. Dieser sagt (l. c. p. 187): „It would not be true, however, to say that the granulations extend quite up to the surface of the egg. There is a very thin, almost imperceptible layer of substance; free from deutoplasmic elements, which forms the outer envelope of the yolk. This is in no way to be considered as a vitelline membrane; however sharp the external boundary may be, the internal portion merges so gradually into the yolk substance as to afford not the slightest ground for assuming that it is a distinct membrane. It is hardly necessary to add that there is no evidence of a double contour, and that all attempts to separate as a distinct structure this outer condensed portion of the yolk are quite futile."

Diese Beschreibung gilt von befruchteten Eiern. Auch bei Arion bringt die Befruchtung nicht die mindeste Aenderung hierin hervor. Bei diesem Thier zeigten die Dotterkörnchen selbst, weniger in den durch das Eicentrum gehenden Schnitten als vielmehr nur in den oberflächlichen Eischichten eine radiäre Anordnung, deren Centrum durch die Lage des Eikerns gegeben ist. Die äussere Gestalt der Eier war infolge der gegenseitigen Abplattung und des Drucks von Seiten der Umgebung im Uterus eine recht wechselnde. Von den ganz bizarren Formen derselben geben die Abbildungen eine Vorstellung.

Das befruchtende Spermatosom dringt meist in der Nähe des vegetativen Pols in den Dotter ein, zuweilen aber auch mehr in der Nähe des Eikerns oder gar dicht neben diesem.

Der Kopf desselben umgibt sich hierbei ganz regelmässig mit einer rasch an Ausdehnung zunehmenden Strahlenfigur. Die Strahlen bilden um ihn jedoch nicht einen völlig geschlossenen Kreis, sondern fehlen in grösserer oder geringerer Ausdehnung an der nach dem Eikern zugewandten Seite (Fig. 6).

Der Kopf selbst zeigt eine geringe Aufquellung und Verwischung der gewundenen Struktur. Er ist umgeben von einem hellen Hof, aus völlig homogener Substanz bestehend. Dieser wird von einer Reihe kleiner Körnchen eingefasst, an welche sich die aus dem granulirten Protoplasma hervorgegangene Sonnen-

22) l. c. cf. 17).

Digitized by Google

figur anschliesst. Die Anordnung der letzteren, in welche erst in ihre peripheren Ausstrahlungen die Dotterkörnchen sektorenförmig hineinragen, bedingt es, dass rings um den Kopf des Spermatosoms ein beträchtlicher, von den groben Elementen des Dotters freier Raum erscheint. Ein scharf begrenzter Spermakern existirt demnach um diese Zeit noch nicht, noch viel weniger ist eine Membran desselben vorhanden. Der Kopf steht vielmehr mit dem Schwanz, welcher mit einem beträchtlichen Theil seiner Länge mit in den Dotter eingetreten ist, noch in direkter Verbindung. Die ganze innerhalb des Eies befindliche Partie des Spermatosoms zeichnet sich auffallender Weise gegenüber dem ausserhalb frei hervorragenden Rest durch eine ziemlich starke Tinktionsfähigkeit aus, und zwar schneidet die Färbung ganz scharf am Rande des Dotters ab. Auch van Beneden beobachtete bei Ascaris, dass das Protoplasma des im Dotter befindlichen Spermatosoms bedeutend an Tinktionsfähigkeit gewonnen hatte.

Er vermuthete daher, dass es sich hier um eine Abgabe chromatischer Substanz des Kerns, welcher etwas blässer erschien, an das Protoplasma handle. Diese Erklärung, welche für die den Charakter einer Zelle bewahrt habenden kompakten Spermatosomen von Ascaris ganz brauchbar erschien, ist für den vorliegenden Fall völlig unzureichend. Die Gründe dafür dürften hier vielleicht nur einem Einfluss des veränderten umgebenden Mediums zuzuschreiben sein.

Das Eindringen mehrerer Spermatosomen zu gleicher Zeit konnte ich an meinen Präparaten nicht beobachten. Dagegen sah ich in einzelnen Fällen Spermatosomen, welche in bereits befruchtete Eier eingetreten waren, was einen neuen Beweis für die Abwesenheit einer Dottermembran nach geschehener Befruchtung liefert.

Bei solchen hatte sich weder ein heller Hof noch eine Strahlenfigur um den Kopf gebildet. Sie lösen sich wahrscheinlich, ohne weiter eine Rolle zu spielen, schliesslich im Dotter auf. Ich konnte überhaupt nie in demselben Ei an mehr als einem Spermatosom die für das befruchtende Element charakteristischen Veränderungen auftreten sehen.

Fol[23]) sah nur bei Eiern, welche von ihm als pathologisch

23) l. c. cf. 15).

Digitized by Google

verändert bezeichnet werden, das Eindringen mehrerer Spermatosomen, die dann alle in spezifischer Weise zur Entstehung von Spermakernen Veranlassung gaben. Doch entwickelten sich weiterhin nur monströse Larven. Nach Hertwig kommt es in derartigen Fällen nicht einmal zur Bildung solcher.

Selenka[24]) sah Eier normal sich entwickeln bis zur Gastrula, in welche mehrere Samenfäden eingedrungen waren. Doch glaubt er, dass man dabei eine Rückbildung der überschüssigen Spermakerne und schliessliche Resorption derselben annehmen müsse.

Auch Flemming[25]) spricht sich dahin aus, dass eine normale Befruchtung nur durch ein Spermatosom bewirkt werde.

Bei Ascaris sah van Beneden[26]) überhaupt nur ein Samenelement eindringen, indem durch den hierbei stattfindenden Verschluss der Mikropyle jedem weitern der Weg versperrt ist.

Die bei dem ersten Kontakt des Spermatosoms mit dem Dotter ablaufenden Vorgänge konnte ich an meinen gehärteten Präparaten nicht beobachten.

Fol berichtet hierüber bei Asterus glacialis wie folgt (l. c. p. 90): Nachdem die Spermatosomen senkrecht in die homogene Hülle (oolème pellucide) der Eier eingedrungen sind, wobei ihre Bewegungen langsamer werden, üben sie auf den Dotter einen eigenthümlichen Einfluss aus, infolge dessen sich die oberflächliche Schicht desselben in ihrer Nähe in der Form eines mehr oder weniger spitzen Kegels erhebt (cône d'attraction), bis das nächste Spermatosom erreicht ist. Nachdem der Kontakt mit dem Kopf desselben hergestellt ist, wird so lange ein dauernder Zug auf diesen ausgeübt, bis er unter wechselnden Formveränderungen dem Dotter genähert und schliesslich in ihn aufgenommen wird. Es nimmt hierbei das Volumen und die starke Brechbarkeit des Kopfes ab, wodurch er der blassen Substanz des Kegels, in dem er sich zum Theil aufzulösen scheint, ähnlicher wird. Infolge der Retraktion entsteht jetzt eine kraterförmige Vertiefung.

Der aus dieser hervorragende Rest des Schwanzes wird, in-

---

24) Selenka, Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus. Leipzig 1878.

25) Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. III. Theil. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XX. p. 1—87. 1882.

26) l. c. cf. 20).

Digitized by Google

dem er sich von der Basis aus verbreitert, zu einem neuen Kegel, dessen grösste Masse freilich von dem Dotter geliefert wird (cône d'exsudation). Von dieser Eintrittsstelle des Spermatosoms aus, die meist am nutritiven Pol sich befindet, aber auch jede andere Lage haben kann, hebt sich dann rasch eine Membran ab, indem sich die oberflächliche Schicht des Dotters zu einer solchen verdichtet. Diese Membran umgreift rasch den ganzen Dotter und verhindert das Eindringen weiterer Spermatosomen. Doch wird für den Eintritt mehrerer derselben dann Gelegenheit gegeben, wenn bei den in diesem Fall kranken Eiern sich die Membran zu langsam bildet und daher längere Zeit nur auf einen Theil des Dotters beschränkt bleibt.

Die beschriebenen Vorgänge wurden von Fol bei Asterias glacialis beobachtet.

Nach Hertwig[27]) präexistirt die erwähnte Membran. Er sagt hierüber (l. c. p. 173): „Diese Ansicht Fol's kann ich deswegen nicht theilen, weil schon am unbefruchteten Ei eine ganz deutlich wahrzunehmende Membran vorhanden ist. Bei geeigneter Behandlung hebt sich dieselbe in ganzer Ausdehnung vom Dotter ab. Die bei der Befruchtung augenblicklich eintretende Ablösung der Membran hat meiner Ansicht nach ihren Grund in Contractionen des Protoplasmas, durch welche Flüssigkeit (liquor perivitellinus) aus dem Dotter ausgepresst wird, wie das schon zahlreiche ältere Beobachter ausgesprochen haben.“ Bei diesem Zurückziehen des Dotters von der Eihaut spannt sich nach Hertwig bei Asteracanthion zwischen der letztern und dem Ei eine Protoplasmabrücke aus, welche den Ort anzeigt, wo der Samenfaden durch die Eihülle in das Protoplasma eingedrungen ist.

Schon früher hatte Hertwig[28]) den Vorgang der Befruchtung bei Toxopneustes lividus beschrieben. Hier tritt 5—10 Minuten nach Vermischung der Geschlechtsprodukte im Dotter nahe seiner Oberfläche eine kleine helle Stelle auf, um welche sich eine mit ihrem Wachsthum zunehmende Strahlung der Dotterkörnchen bildet. In diesem Fleck liegt ein kleiner homogener Körper, welcher besonders nach Behandlung mit Osmiumsäure und Carminfärbung hervortritt. Von diesem sagt Hertwig: „Einige Male sah

---

27) l. c. cf. 13).

28) l. c. cf. 14).

Digitized by Google

ich von dem kleinen Körper noch eine zarte Linie bis zur Eiperipherie reichen und sich hier in ein kurzes feines Fädchen verlängern, welches in den freien Raum zwischen Dotter und Eimembran hineinragte." Die vorher beschriebene Figur dringt nun mit wachsender Geschwindigkeit nach der Eimitte vor, wohin auch der Eikern zu gleicher Zeit allmählich vorgerückt ist. Im Eicentrum oder seiner nächsten Umgebung treffen sich beide Gebilde nach etwa 5 Minuten. Sie legen sich aneinander und bald entzieht sich der kleinere Körper völlig der Beobachtung. „So ergiebt sich die wichtige Thatsache, dass der unmittelbar vor der Furchung in der Eizelle vorhandene einfache Kern, um welchen die Dotterkörnchen in Radien angeordnete sind, aus der Copulation zweier Kerne hervorgegangen ist." Ausnahmsweise beobachtete Hertwig auch zwei, in einem Falle sogar auch vier helle Stellen, jede von einer radiären Strahlung der Dotterkörnchen umgeben. Sie setzten sich alle in Bewegung, rückten nach dem Eikern hin und legten sich an ihn an. Nie trat aber danach eine reguläre Weiterentwicklung ein, sondern die Eier starben bald ab, nachdem anormale Kernfiguren entstanden waren. Hertwig vermuthete daher, dass die Eier von vornherein pathologisch verändert waren.

Es gebührt ihm das grosse Verdienst, die bei der Befruchtung sich abspielenden Vorgänge zuerst in ihrer vollen Bedeutung erkannt zu haben. Er nannte das nahe der Oberfläche auftretende Element Spermakern und sagte von ihm: „Der in der homogenen Protoplasmaansammlung liegende kleine Kern ist alsdann der Kopf oder der Kern des eingedrungenen Spermatozoon." Bei Eiern, wo Ei und Spermakern sich einander genähert hatten, konnte er an letzterem eine fadige Verlängerung nie wahrnehmen und sagt daher: „Wahrscheinlich wird der Schwanz des Samenthierchens entweder unmittelbar beim Eindringen in den Dotter oder während der nachfolgenden Wanderung aufgelöst."

Selenka[29]) beobachtete bei Toxopneustes variegatus das Eindringen der Spermatosomen in folgender Weise: Wenige Minuten nach Vermischung von Ei und Samen dringen die Spermatozoen durch einen der Porenkanäle des Gallertmantels, welcher die Eier umhüllt, ein. In den dem Dotter zunächst liegenden Schichten des letztern, welche gradezu flüssig sind, schwimmen

29) l. c. cf. 24).

sie dann, wie aller Hemmnisse befreit, umher. Das Eindringen erfolgt meist in der Nähe des Dotterhügels[1], welcher den Punkt markirt, wo die Richtungskörperchen ausgetreten sind. Meist trifft nun der Kopf des Spermatosoms direkt auf den Dotterhügel, oder er stösst erst nach einigem Umherschwimmen auf der Rindenschicht auf ihn, um sich dann hier einzubohren. Innerhalb ein bis zwei Minuten hebt sich dann von der Eintrittspforte beginnend eine Membran vom Dotter ab, welche dem fernern Eindringen von Samenelementen ein unüberwindliches Hinderniss in den Weg legt. Unter abnormen Verhältnissen, wo diese Membran sich langsam abhebt, oder wenn mehrere Samenfäden zugleich die automatische Rindenschicht anbohren, kann es geschehen, dass mehrere derselben eindringen. Durch die heftigen Bewegungen des Schwanzfadens des sich einwühlenden Samenelements wird der Dotterhügel heftig erschüttert. Das Protoplasma der Rindenschicht häuft sich hierbei kegelförmig um das eingedrungene Spermatosom an. Mit dem weitern Vorrücken des letztern entsteht an Stelle dieser Erhebung mehr und mehr eine Einsenkung, aus welcher der Schwanzfaden noch längere Zeit hervorragt. Obgleich der Dotterhügel die Prädilektionsstelle für den Eintritt des befruchtenden Elementes abgiebt (88 %), kann dieses doch auch an jeder beliebigen andern Stelle des Dotters eindringen, ohne dass dadurch der weitere Verlauf eine Störung erlitte. Der Schwanz dringt im Zusammenhang mit dem Kopf mit ein. Der Gallertmantel verschwindet weiterhin alsbald, und um den Kopf des etwa auf $^1/_{12}$—$^1/_8$ des Eidurchmessers durch aktive Bewegungen vorgerückten Spermatosoms entsteht, sobald diese Eigenbewegung sistirt hat[1], eine Strahlenfigur. Sind mehrere Samenelemente eingedrungen, so erleidet jedes die gleichen Veränderungen. Das bis zur Mitte gelangte Spermatosom, um dessen Kopf bei seiner Wanderung ein heller Hof sich gebildet hat, während zugleich die Strahlen gewachsen sind, wartet dort das Entgegenkommen des Eikerns ab. Die Veränderungen desselben bestehen weiterhin darin, dass sich die vordere Spitze vom Halse ablöst und offenbar ebenso wie der Schwanz resorbirt wird, während der Hals selbst zu schwellen beginnt, bis er etwa ein Drittel des Eidurchmessers erreicht hat. Nach geschehener Verschmelzung mit dem Eikern wächst er bis zu gleicher Grösse mit diesem heran.

Den Dotterhügel hält nun Fol (l. c. p. 30) für ein nur den

Digitized by Google

unreifen Eiern zukommendes Gebilde, für den Rest eines vom Dotter ausgehenden Stieles mit welchem die Eier oft an der Wand des Ovariums haften. Derselbe findet sich auch noch eine Zeit lang an den losgelösten Eiern markirt, um schliesslich völlig zu verschwinden.

Flemming[80]), welcher diesen Dotterhügel ebenfalls beobachtete, sagt von ihm: „Vielleicht bezeichnet er die Stelle, wo die Richtungskörperchen ausgetreten und verschwunden sind (Selenka), vielleicht ist es der abgeschnürte Rest des Stieles, mit welchem das Ei der Wand des Ovarialschlauches aufgesessen hat, und welcher an unreifen Ovarialeiern deutlich zu finden ist (Fol, Ludwig); vielleicht auch fällt beides zusammen.“ Derselbe trat an den nicht runden, sondern länglich ellipsoiden Eiern an einer Stelle als flachvorspringendes Höckerchen vor.

Flemming fand schon am reifen Ovarialei eine radiäre Anordnung des Dotters, welche auf dem Mittelpunkt der Eikugel selbst und keineswegs auf den Eikern centrirt war. Sie erschien auch hier nur in der Peripherie deutlich ausgesprochen.

Ich muss für Arion ebenso, wie dies Trinchese auch für Amphorina coerulea angiebt, daran festhalten, dass diese Strahlung auf den Punkt der Eiperipherie gerichtet war, wo der Eikern ihr anlag.

Der Kopf des eingedrungenen Spermatosoms ist nach Flemming spiessförmig; seine hintere Partie etwas weniger lichtbrechend und schwächer tingirbar. Er nennt sie hintern Kopftheil und fügt in einer Anmerkung hinzu: „Ich sage nicht „Mittelstück“, weil es offenbar nicht dieselbe Bedeutung hat wie das Mittelstück vieler andern Samenfädenarten.“

Das Eindringen der Spermatosomen selbst beobachtete Flemming nicht. Der hintere Kopftheil schien schon wenige Minuten danach morphologisch untergegangen zu sein. Flemming hält es für möglich, dass aus ihm nebst dem Schwanz durch Aufquellung der helle Hof des Samenkerns entsteht, welcher sich von jetzt ab zeigt. Der Spermakern liegt zuweilen schräg, oft sogar umgekehrt, das stumpfe Ende nach dem Eicentrum hin gewendet. Es muss daher wohl eine Wirkung des Protoplasmas sein, welche ihn nach

80) l. c. cf. 25).



dem Eikern hintreibt und die wohl auch mit der monocentrischen Strahlung in Beziehung steht.

Diese Strahlensysteme treten zunächst einseitig auf das Centrum neben der Peripherie des zugehörigen Kerns. „Der Spermakern schiebt also bei der Wanderung gegen den Eikern seinen Aster vor sich her und klemmt ihn, wenn der bildliche Ausdruck erlaubt sein soll, zwischen sich und dem letztern sein. Erst mit der Verschmelzung beider Kerne dehnt sich die Strahlung gleichmässig um beide aus.“

Die körnig oder netzig zerfallene Chromatinsubstanz des Spermakerns lagert sich schalenförmig an die Membran des Eikerns an und verschmilzt mit ihr.

„Nach den Bildern die nun folgen lässt sich annehmen, dass die chromatische Substanz des Samenfadenkopfs sich nach ihrem Aufgehen in der Kernmembran in den Raum des Eikerns hinein vertheilt, indem sie dabei nicht eine eigentliche Auflösung erleidet, sondern im Ganzen in sich im Zusammenhang bleibt.“

Die weitern sich abspielenden Veränderungen sind die gleichen wie bei einer sich theilenden Zelle.

Flemming gewann seine Resultate durch Untersuchungen bei Eiern von Sphaerechinus brevispinosus, Echinus esculentus und Toxopneustes lividus.

Vergleicht man die Resultate der verschiedenen, soeben genannten Autoren, welche alle bei Exemplaren derselben Thierklasse erhalten wurden, so sind die grossen Differenzen, welche sie grade in Bezug auf einige der wichtigsten Punkte zeigen, im hohen Grade auffallend, und doch wurden die Untersuchungen an verhältnissmässig noch sehr günstigen Objekten angestellt.

In Bezug auf die Frage, ob der Schwanz des Spermatosoms mit eindringt in den Dotter oder nicht, stehen sich die Ansichten diametral gegenüber. Aus welchen Elementen der Spermakern sich aufbaut, ist ebensowenig entschieden.

Ueber die Grössen von Spermakern und Eikern bei ihrer Verschmelzung herrscht gleichfalls durchaus keine Uebereinstimmung.

In Bezug auf letzteren Punkt hat nun Hertwig[31]) eine Erklärung zu geben versucht. Er sagt (l. c. p. 171):

31) l. c. cf. 13).

Digitized by Google

„Von besonderem Interesse scheint mir nun die bei Asteracanthion gemachte Wahrnehmung, dass der Spermakern sich in verschiedener Weise modifizirt, je nach dem Zeitpunkt, in welchem die Befruchtung vorgenommen wurde. Wenn das Spermatozoon in den Dotter eindringt, ehe der Eikern gebildet ist, so imbibiren sich beide Kerne vor der Verschmelzung gleichmässig mit dem im Plasma vertheilten Kernsaft und bilden zwei Vakuolen von gleicher Grösse. Dagegen bleibt der Spermakern ein sehr kleines Körperchen, wenn der Eikern schon vor der Befruchtung sich entwickelt und sich gleichsam des gesammten disponiblen Kernsaftes bemächtigt hat. Diese beiden Fälle entsprechen Unterschieden, wie sie normaler Weise im Befruchtungsverlauf bei verschiedenen Thieren beobachtet werden. Wie im ersten Fall vollzieht sich die Befruchtung bei den Hirudineen, Mollusken, Nematoden etc., wo die Eier schon zur Zeit der Hervorknospung der Richtungskörperchen befruchtet werden. Der zweite Fall schliesst sich an die Verhältnisse bei Toxopneustes lividus an, wo zwischen der Bildung der Richtungskörperchen und des Eikerns einerseits und der Befruchtung andererseits ein grösseres Intervall liegt."

Ich werde im Folgenden versuchen durch Vergleichung meiner Beobachtungen bei Arion mit den von Mark bei Limax erhaltenen Resultaten zu beweisen, dass mit diesen Worten Hertwig's ein feststehendes Gesetz ausgesprochen ist.

In Bezug auf die Vorgänge, welche sich bei den Echinodermen weiterhin bei der Bildung der Furchungsspindel abspielen, sind die Angaben noch sehr allgemeiner Natur. Namentlich ist die Frage nach dem Antheil, welchen Eikern und Spermakern hieran haben, noch völlig ungelöst, und doch haben die neueren Untersuchungen bei Ascaris gelehrt, dass man auch in Beziehung auf diesen Punkt weiter kommen kann. Ja es muss der Vorgang der Befruchtung bei diesem Thier trotz der widersprechenden Angaben Schneider's als der zur Zeit am besten bekannte betrachtet werden.

Leider sind aber die hier gewonnenen Resultate nur in beschränktem Maasse einer Verallgemeinerung fähig, da sowohl die Eier mit ihrer einzelnen Mikropyle, als auch die Spermatosomen beträchtlich von den gleichen Elementen der übrigen Thiere abweichen. Arion nähert sich in dieser Hinsicht schon viel mehr dem allgemeinen Typus.

Digitized by Google

Ueber die bei der Befruchtung im Ei der Gastropoden ablaufenden Vorgänge besitzen wir zwar schon ziemlich alte und auch zahlreiche Angaben, ohne dass jedoch unsere Kenntniss hierin weiter gefördert wäre, als bei den Echinodermen. Ich werde auf die wichtigsten hierher gehörigen Arbeiten später näher eingehen und zunächst den weitern Ablauf des Befruchtungsprozesses, wie ich ihn bei Arion beobachtete, beschreiben.

Der Kopf des Spermatosoms, um welchen sich, wie erwähnt, ein heller Hof, umgeben von einer Strahlenfigur gebildet hatte, nähert sich dem Eikern immer mehr, wobei ihm der Schwanz nachfolgt, also mit einem immer grössern Theil seiner Länge innerhalb des Dotters zu liegen kommt. In dem Eikern sind inzwischen einige Veränderungen vor sich gegangen, indem die in demselben befindlichen Kernelemente ihre gleichmässige Färbung verloren haben und völlig rund geworden sind. Es sei mir verstattet sie Karyosomen zu nennen.

Ich würde sie gern mit dem alten üblichen Namen Nucleoli bezeichnen, wenn es nicht geboten schien, diesen Ausdruck für eine ganz besondere Art von runden Kernbestandtheilen, welche sich durch charakteristische Merkmale von allen übrigen Elementen desselben unterscheiden, zu reserviren. Die Karyosomen nun erscheinen auf den ersten Blick völlig farblos, eine aufmerksame Beobachtung lehrt aber, dass die Chromatinsubstanz, welche anfangs diffus in ihnen vertheilt war, sich in der Form kleiner Körnchen an der Peripherie concentrirt hat.

Diese Chromatinelemente sind anfangs noch sehr klein und in grösserer Anzahl vorhanden, und entziehen sich dann leicht der Beobachtung. Später sammeln sie sich aber zu einigen wenigen grössern Körpern an und treten dann deutlich hervor. Von diesen Chromatinkörnern enthält die Mehrzahl der Karyosomen zwei Stück, welche meist an zwei diametral gegenüberliegenden Punkten der Peripherie gelegen sind. In den kleinern erkennt man zuweilen nur ein solches Element. Die Karyosomen selbst sind scharf begrenzt und von wechselnder Grösse, eine besondere Hülle konnte ich an ihnen mit Deutlichkeit nicht wahrnehmen.

Anfangs stehen sie häufig noch durch Verbindungsbrücken, welche ebenfalls aus unfärbbarer Substanz bestehen, mit einander in Verbindung. In spätern Stadien ist jede Kommunikation

Digitized by Google

zwischen ihnen aufgehoben. Doch scheinen Verschmelzungen der kleinern zu grössern vorzukommen.

Auch die äussere Form des Eikerns hat sich nicht unverändert erhalten. Während er früher oval und von glatten Conturen begrenzt war, erscheint er jetzt unregelmässig mit Einbiegungen und vorspringenden abgerundeten Ecken, welches Aussehn wohl in der Membran desselben aufgetretenen Runzeln und Falten seinen Ursprung verdankt. Dieser Zustand ist aber erst deutlich nach Verbindung mit dem Spermakern ausgesprochen. Der Eikern liegt konstant in der Nähe der Eiperipherie und wartet auch dort, ohne von seinem Platze zu weichen, das Herankommen des Spermatosoms ab. Der Kopf des letztern mitsammt dem ihn umgebenden hellen Hof legt sich, sobald er den Eikern erreicht hat, seitlich in eine daselbst entstehende Einbuchtung der Membran hinein und es tritt jetzt scheinbar eine kurze Ruhepause ein. Wenigstens sah ich Präparate, wo in diesem Stadium jede Andeutung eines Asters, welcher immer eine Bewegung, mag diese nun in einer raschern Lokomotion oder in Theilungserscheinungen bestehen, ausdrückt, vollständig fehlte (Fig. 7). Der helle Hof des Spermatosomkopfes zeigte jetzt deutlich eine scharfe Begrenzung, welche vielleicht als das Zeichen einer differenzirten Hülle gelten kann, obgleich ich die Gegenwart einer solchen nicht mit Sicherheit zu eruiren vermochte.

Als weitere Veränderung tritt eine Theilung des Kopfes auf, welche zunächst nur die Chromatinsubstanz betrifft. Diese spaltet sich der Länge nach in zwei Hälften, zwischen denen in der Mitte das centrale Element als ein rundes Knöpfchen, welches dem Faden oben aufsitzt, erscheint (Fig. 8). Es wird also jetzt erst die Verbindung des Kopfes mit dem Schwanz, welche bisher immer noch bestand, gelöst. Die Theilung erstreckt sich weiterhin auch auf den hellen Hof, und die beiden Produkte derselben scheinen von jetzt ab innerhalb der Höhlung des Eikerns zu liegen (Fig. 9). Ein jedes der beiden Elemente zeigt eine runde oder ovale Form. In der hellen homogenen Grundsubstanz desselben liegt ein unregelmässig gestaltetes längliches Körperchen, welches sich stark färbt. Diese Differenzen verschwinden aber alsbald und weiterhin kann man die Theilstücke des Spermatosomkopfes von den Karyosomen des Eikerns, abgesehen etwa von gewissen Grössendifferenzen, nicht mehr unterscheiden.

Digitized by Google

Es könnte demnach erscheinen als ob es unmöglich wäre, ihr Schicksal weiter zu verfolgen und doch wird man bei sorgsamer Verfolgung der jetzt ablaufenden Veränderungen darauf aufmerksam, dass zwei der Karyosomen des Furchungskerns sich durch ganz charakteristisches Verhalten von allen übrigen unterscheiden, wodurch man zu der Annahme berechtigt wird, dass man es hier mit den beiden Spermaelementen zu thun hat.

An dem Furchungskern ist inzwischen und zwar zunächst immer nur ein Aster aufgetreten. Dieser liegt ganz regelmässig nach dem Innern des Eies hin, so dass der Furchungskern sich zwischen ihm und der Peripherie des Dotters befindet. Er besteht aus einer centralen, nicht scharf begrenzten Protoplasmamasse, welche der Membran des Eikerns, sie etwas nach innen vordrängend, aufsitzt, und von dieser ausgehenden Strahlen. Diese sind von wechselnder Länge und nicht alle gleich scharf hervortretend. Das eigentliche Centrum des Asters, nach welchem dieselben zusammenlaufen, ohne es indessen zu erreichen, liegt also ausserhalb des Furchungskerns. Die Membran des letztern verliert an der Stelle, wo der Aster ihr aufsitzt, mehr und mehr ihre Conuität und hier sammeln sich jetzt eine Anzahl der Karyosomen an. Diese verlieren ihre runde Form, indem sie eine einseitige Verlängerung zeigen. Sie erhalten somit eine keulenförmige Gestalt. Der Stiel derselben inserirt an der centralen Protoplasmaanhäufung des Asters, das untere kolbige Ende dagegen, welches die Chromatinkörperchen trägt, ist hiervon abgewendet, so dass diese Elemente in ihrer Gesammtheit eine fächerförmige Anordnung haben. Indem die achromatische Substanz der Karyosomen mehr und mehr in die fadenförmige Verlängerung aufgeht, werden die Chromatinkörnchen anscheinend frei und kommen der Medianebene des Kernes immer näher zu liegen (Fig. 10).

Indessen ist noch ein zweiter Aster in einiger Entfernung vom erstern aufgetreten. Beide liegen dem Eiinnern näher als der Furchungskern und sitzen also durchaus nicht zwei diametral gegenüberliegenden Punkten des letzteren auf, sondern ihre Verbindungslinie geht in beträchtlicher Entfernung von seinem Centrum vorbei (Fig. 11).

Auch an der Ansatzstelle des zweiten Asters, welcher dem ersten in seiner Struktur völlig entspricht, verliert die Kernmembran ihre Continuität und es spielen sich hier mit dem Rest der

Digitized by Google

Karyosomen die gleichen Veränderungen ab, wie sie schon beschrieben sind. Nur zwei dieser Elemente haben sich hieran noch nicht betheiligt. Während man sie in manchen Fällen nur schwer finden kann, sind sie in andern wieder sehr deutlich hervortretend (Fig. 11). Dieselben stehn demnach auf einer verhältnissmässig frühen Entwicklungsstufe.

Sie liegen immer im Aequator und in ihrer nächsten Nähe findet man meist noch den Rest des Schwanzfadens des Spermatosoms mit seinem Endknöpfchen. Ihre Grösse ist oft eine beträchtliche, würde aber für sich keinen Unterschied gegenüber den andern Karyosomen, deren Dimensionen grossen Schwankungen unterliegen, bedingen. Dagegen ist ausser ihrer Lage ihr sonstiges Verhalten sehr charakteristisch. Während nämlich aus den übrigen Karyosomen höchstens ein Chromatindoppelkörnchen hervorgeht, entstehen aus ihnen je zwei derartige Gebilde (Fig. 12). Während jene Elemente nach den Polen sich begeben und von hier aus ihre Umwandlung in Spindelfasern und Chromatinelemente stattfindet, bleiben sie unverrückt im Aequator liegen. Sie verlieren mehr und mehr ihre scharfen Contouren und sind schliesslich bis auf die zwei Chromatindoppelkörnchen, welche an zwei diametralen, den Polen zugekehrten Punkten der Peripherie aus der früher in Form feinster Körnchen hier diffus verbreiteten färbbaren Substanz hervorgegangen sind, völlig verschwunden. Es ist wohl zweifellos, dass aus der unfärbbaren Substanz derselben sich ebenfalls Spindelfasern entwickelt haben. Direkt beobachten lässt sich dies freilich nicht, da durch die bereits vorhandenen Spindelfasern, sowie die von den Polen aus sich jetzt auch bis hierher erstreckenden Protoplasmastrahlen das Bild allzusehr verdeckt wird. Erwägt man nun, dass die Karyosomen des Eikerns schon ziemlich weit entwickelt sind, während die beiden aus dem Kopf des Spermatosoms hervorgehenden noch gar nicht angelegt sind, so wird uns die Erklärung des merkwürdigen Verhaltens der letzteren keine Schwierigkeiten machen. Die erwähnten Differenzen müssen um so auffallender werden, je später das Eindringen des befruchtenden Spermatosoms in den Dotter erfolgt; hieraus ergiebt sich, dass sie nicht immer in dem gleichen Maasse hervortretend sein werden, was mit der Beobachtung völlig übereinstimmt. Die Chromatinkörnchen erscheinen in diesem Stadium noch unregelmässig zu beiden Seiten der Aequatorialebene vertheilt.

Digitized by Google

Während dieser Vorgänge kann man in geeigneten Präparaten den Schwanz des Spermatosoms immer noch erkennen, seine Schärfe nimmt allerdings, da er sich sichtlich mehr und mehr auflöst, stetig ab.

Die Spindel entfernt sich weiterhin immer mehr von der der Peripherie des Dotters, so dass sie nach ihrer völligen Ausbildung nahezu im Centrum desselben liegt. Sie ist dann völlig symmetrisch.

Auch die Membran des Furchungskerns hat allmählich ihre scharfe Zeichnung verloren und ist nach völliger Ausbildung der Spindel spurlos verschwunden.

Ein ganz analoges Verhalten des Spermatosoms, wie ich es eben beschrieben habe, fand Hertwig[32]) bei Tiedemannia und Cymbulia: Nachdem das zweite Richtungskörperchen ausgestossen ist, sammeln sich unterhalb seiner Austrittsstelle die im Ei verbliebenen Kernbestandtheile, indem zunächst ein Häufchen kleiner Vakuolen auftritt, welche mehr und mehr wachsen und schliesslich zum Eikern verschmelzen. In einiger Entfernung von diesem tritt der Spermakern unter der Form einer kleinen Vakuole auf. Von letzterer sah nun Hertwig einen Faden ausgehen, welcher das Protoplasma bis zur Dottergrenze durchsetzte, wo er zwischen den undurchsichtbaren Körnern sich den Blicken entzog. Dieser feine Faden folgt dem rasch sich vergrössernden und an den Eikern herantretenden Spermakern.

Nach der nahe der Oberfläche des Eies stattfindenden Verschmelzung der Kerne messen sie zusammen 28 μ. In ihrem Innern sind eine grössere Anzahl kleiner Nukleoli aufgetreten. Der feine Faden ist jetzt in grosser Ausdehnung zu Tage getreten. Er geht von den beiden Kernen aus und durchsetzt in mehrfach geschlängeltem Verlauf den homogenen Eiabschnitt. Hertwig sagt im Betreff seiner (l. c. p. 206): „Dagegen sind wir auf eine interessante Erscheinung aufmerksam geworden, die nur im Ei von Cymbulia und Tiedemannia von mir gesehen wurde. Ich meine den feinen, dünnen Faden, der vom Spermakern ausgeht. Es scheint mir für denselben keine andere Erklärung möglich zu sein, als dass er der Geiselfaden des in das Ei eingedrungenen Spermatozoon ist. Hierfür spricht auch die Untersuchung reifer

32) l. c. cf. 13).

Digitized by Google

Spermatozoen aus der Samenblase. Dieselben sind von ganz ausserordentlicher Länge, so dass sie bei starker Vergrösserung zahlreiche Gesichtsfelder einnehmen. Sie gleichen hierin dem vielfach geschlängelten Faden im Ei. Der Befruchtungsvorgang bei Tiedemannia und Cymbulia wird sich daher in der Weise vollziehen, dass während der Ablage des Eies das befruchtende Spermatozoon am vegetativen Eipol eindringt, zwischen den Dotterkörnern eine Zeit lang verborgen bleibt und darauf während der Abschnürung der Richtungskörperchen nach dem entgegengesetzten Eipol vordringt. Hier wird der Spermakern durch Aufnahme von Kernsaft als eine kleine Vakuole deutlich. Der von ihm ausgehende Faden kommt in immer grösserer Ausdehnung in den dotterfreien Eitheil zu liegen, an dem sich immer mehr homogenes Protoplasma anhäuft. Später wird der Geiselfaden während und noch nach der Zweitheilung aufgelöst.

In dieser Beobachtung finde ich einen weiteren Beweis für meine Ansicht, dass der Kerntheil des befruchtenden Spermatozoon die morphologische Grundlage für den Spermakern der Eizelle liefert."

Ich kann letzteren Satz für Arion völlig bestätigen. Denn das Knöpfchen, welches bei der Theilung des Spermatosomkopfes an dem Schwanzfaden sitzen bleibt, ist, wie die Spermatogenese lehrt, protoplasmatischen Ursprungs. Ueberhaupt sind die Differenzen bei Arion nur durch Abweichungen in dem zeitlichen Verlauf des Befruchtungsvorgangs selbst begründet, indem die Eier bei ihrer Ablegung schon den Furchungsprozess durchgemacht haben und die Spermatosomen erst nach Bildung der Richtungskörperchen eindringen.

Auch bei den von Hertwig untersuchten Gastropoden trafen sich Ei und Spermakern stets an der Peripherie des Eies, um hier mit einander sich zum Furchungskern zu vereinigen.

Diese Angabe findet sich schon bei dem ersten Beobachter dieses Vorgangs, bei Warneck[33]), welcher bei Limnaeus und Limax zuerst die beiden Pronuclei und ihre Verschmelzung erblickte. Er sah bei Limax nach Ausstossung der Richtungskörperchen in dem jetzt völlig runden Dotter zwei getrennte Kerne, welche, wie eine aufmerksame Beobachtung lehrte, excentrisch lagen und zwar

33) l. c. cf. 3).

näher dem Rande des Dotters, wo die Richtungskörperchen austreten. Sie zeigten deutliche Contouren und einen grossen Nucleolus, sowie einige kleinere Körperchen. Er überzeugte sich, dass sie ihre Hülle verloren und ihr Inhalt zu einer Masse zusammenfloss, wonach diese unter Verlängerung sich so lagerte, dass ihr Längsdurchmesser senkrecht auf der Axe, in welcher die Richtungskörperchen ausgetreten waren, stand.

Auch Bütschli[34]) fand, dass die neuen Kerne dicht unterhalb der Stelle im Dotter auftraten, wo die Richtungskörperchen aus ihm herausgeschoben waren. Bei Limax zeigten sich hier zunächst eine grössere Anzahl bis zu neun und vielleicht manchmal auch noch mehr neugebildeter kleiner Kerne. Diese verschmolzen weiterhin mit einander, bis sich nur noch zwei grössere Kerne fanden. Hand in Hand mit dieser Vergrösserung ging eine Vermehrung ihrer Inhaltsbestandtheile, nämlich der dunklen Körperchen oder Kreischen mit heller Mitte, welche sich hier fanden. Auch die beiden schliesslich noch vorhandenen grossen Kerne vereinigten sich. Bei Succinea Pfeifferi sah Bütschli nur zwei Kerne aus kleinen Anfängen heranwachsen. Auch sie lagen unterhalb der ausgestossenen Richtungskörperchen im Dotter. Zuweilen lagen sie weit von einander entfernt. Ihr Inhalt und der schliesslich erfolgende Zusammenfluss derselben zeigten keine wesentlichen Differenzen von Limax.

Bei Pterotrachea beschreibt Fol[35]) den Prozess, wie folgt: „Le noyan femelle s'avance peu dans la direction du centre du vitellus, car il est bientôt rejoint par le noyan mâle dont la marche est infinement plus rapide. Quelquefois même le pronucleus femelle ne se déplace pas du tout et la rencontre à lieu près des sphérules de rebut.“ Weiterhin heisst es noch: „Les deux noyan se rencontrent dans le voisinage du pôle formative c'est à dire près des globules polaires et se juxtaposent.“ Der Spermakern umgiebt sich hier auch bei seiner Wanderung mit einer Strahlenkrone. Es muss demnach die Angabe van Beneden's, dass nach Fol der Spermakern von Pterotrachea keinen Aster habe, auf einem Irrthum beruhen. Die betreffende Stelle lautet bei Fol (l. c. p. 115): „Le pronucleus mâle est entouré, pendant son de-

34) l. c. cf. 11).
35) l. c. cf. 15).

placement, de rayons formés en apparence par l'arrangement rectiligne des traînés de sarcode entre les globules lécithiques; cette figure étoilée est visible chez le vivant, mais disparaît dans les réactifs". Der Spermakern tritt auch bei Pterotrachea in der nutritiven Eihemisphäre zuerst auf, seltener in der Nähe des formativen Pols und erreicht eine beträchtliche Grösse. Bei ihrer Verschmelzung sind die beiden Pronuclei entweder schon völlig ausgebildet oder noch wenig entwickelt.

Der Vorgang der Bildung der Furchungsspindel verläuft ebenso wie bei der Entstehung der Richtungsspindel. Letzteren schildert nun Fol in folgender Weise: Wenn die Eier von Pterotrachea abgelegt werden, zeigt sich das Keimbläschen von einer deutlichen Membran umgeben. In seinem Innern bemerkt man ein Netzwerk mit einander verbundenen Fäden. Der Keimfleck selbst ist konstant spurlos verschwunden, wenn man nicht einige unregelmässige glänzende Körperchen, welche zuweilen im Innern des Keimbläschens vorkommen, als Zerfallsprodukte desselben auffassen will. An zwei einander entgegengesetzten Polen des etwas verlängerten Keimbläschens erscheinen dann zwei Anhäufungen granulirter Substanz, völlig dem Eiprotoplasma entsprechend, in welches sie ohne scharfe Grenze übergehen. Sie springen beide etwas in die Höhle des Keimbläschens vor. Von ihnen gehen Strahlen in das Keimbläschen hinein, sich hier pinselförmig ausbreitend. Dieselben nehmen bald die Form von Fäden an und erreichen zunächst die Aequatorialebene noch nicht, sondern ihre Enden stehen vielmehr mit dem Netzwerk des Kerns in Verbindung, welches in demselben Maasse, wie sie zunehmen, verschwindet und aus dem sie demnach höchst wahrscheinlich hervorgehen. Die beiden Polelemente können nun entweder dem Eiprotoplasma oder dem Kern entstammen, wenn nicht beides zusammentrifft. Auf jeden Fall findet eine direkte Vereinigung von Kernsubstanz und Protoplasma in ihnen statt. Sie treten weiterhin beiderseits mehr in den Dotter hinein vor, während die Strahlen innerhalb der Kernhöhle zunehmen und schliesslich sich mit einander vereinigen und zwar treten zunächst die mittleren mit einander in Verbindung. Sie ziehen danach also von Pol zu Pol ohne Unterbrechung. Ganz gleichmässig hiermit entwickeln sich von den Polen aus die Strahlen der Aster im Protoplasma, so dass man eine Zeit lang zwei regelmässige, noch nicht mit einander in Verbindung stehende

Digitized by Google

Sterne hat, deren jeder aus innerhalb des Keimbläschens gelegenen Strahlen und solchen im Dotter besteht. Bei richtig gelagerten Eiern erkennt man ferner, dass die Verbindungslinie der beiden Pole durchaus nicht durch das Centrum des Keimbläschens geht.

Nach dem Verschwinden des Keimflecks bleiben, wie erwähnt, zuweilen kleine glänzende Körnchen, welche wohl aus ihm hervorgegangen sind, zurück. Ganz ähnliche Elemente sieht man gewöhnlich innerhalb der Kernhöhle an den Strahlen des noch unvollendeten Amphiasters inserirt. Die Vermuthung, dass dieselben dem Kern entstammen, erscheint Fol selbst nicht sehr wahrscheinlich, da diese Elemente auch völlig fehlen können.

Nachdem die Spindelfasern sich völlig vereinigt haben, zeigen sie auch in ihrer Mitte die Bütschli'schen Körner. Ob diese aber mit den erwähnten Körperchen in Beziehung stehen, blieb Fol unklar. Weiterhin verlängert sich der vollendete Amphiaster und zieht hierbei die Membran des Keimbläschens, welche noch wohl erhalten ist, gleichfalls in die Länge. Das Kernnetz ist jetzt ganz verschwunden und der Amphiaster völlig symmetrisch. Im Centrum der einzelnen Aster, deren äussere Strahlen ebenfalls in ihrer Ausbildung fortgeschritten sind, bemerkt man einige Körnchen. Inzwischen sind auch die Contouren der Membran des Keimbläschens undeutlicher geworden und schliesslich ist sie ganz verschwunden.

Ich brauche wohl kaum auf die vielfache Uebereinstimmung, welche sich zwischen den Resultaten Fol's und meinen Beobachtungen findet, näher aufmerksam zu machen. Freilich verdanke ich meiner besseren Untersuchungsmethode genaue Aufschlüsse über die Beziehung der Karyosomen, welche ja Fol unzweifelhaft gesehen hat, wenn er sich auch über ihre Bedeutung nicht klar geworden ist, zu den Spindelfasern und äquatorialen Körnern.

Ebenso wie die bereits erwähnten Autoren konstatirte auch Trinchese[36]) bei den von ihm untersuchten Mollusken, dass die Verschmelzung der beiden Pronuclei nahe dem Austrittspunkt der Richtungskörperchen an der Eiperipherie stattfand. Nach ihm liegt kurz nach Bildung des letzten Richtungskörperchens der Eikern nahe dem Punkte, wo dieses ausgestossen wurde, an dem

36) l. c. cf. 16).

Digitized by Google

„polo direzionale". Er stellt einen runden oder ovalen Fleck dar und ist bei Amphorina coerulea im lebenden Ei von einem Rest grünlichen Protoplasmas umgeben. Sein Inhalt ist meist homogen; zuweilen finden sich in ihm ein oder mehrere runde, blasse Körperchen. Während er anfangs noch sehr klein ist, wächst er bald, bis sein Durchmesser die doppelte Länge erreicht hat. Einen andern hellen Fleck sah Trinchese oft an der Oberfläche des Dotters erscheinen, sei es während der Bildung der Richtungskörperchen, sei es später. Er war umgeben von einer gut ausgebildeten Strahlenfigur. Dieser Fleck war der Spermakern „pronucleo maschile". Die Entstehung desselben vermochte Trinchese nicht zu beobachten (non mi è mai occorsi di vedere in che modo quel pronucleo si era formato). Zuweilen sah er in kurzer Entfernung davon den spiralig aufgerollten Schwanz eines Spermatosoms aus dem Dotter hervorragen. Der Spermakern erschien unversehens nahe der Oberfläche des Dotters entweder in kurzer Entfernung vom Eikern oder an einer entlegeneren Stelle in der entgegengesetzten Hemisphäre des Eies. In jedem Falle erfolgte die Vereinigung der beiden Pronuclei bei den Aeoliden und Hermaciden in der zum Richtungspol zugehörigen Eihemisphäre. Da bei diesen Thieren der Spermakern den Eikern aufsucht, um sich mit ihm zu vereinigen, während letzterer sich nicht von seinem Entstehungsort entfernt, um etwa nach dem Centrum des Dotters zu rücken, wie dies bei den Echinodermen und andern Thieren geschieht (il quale non sembra spostarsi del suo luogo d'origine per andare verso il centro del vitello).

Auf die Befunde Mark's[37]) an den befruchteten Eiern von Limax campestris ist es nöthig etwas näher einzugehen, da sich aus einer Vergleichung der von ihm erhaltenen Resultate mit meinen Beobachtungen bei Arion wichtige Schlussfolgerungen ziehen lassen.

Bei Ausstossung des zweiten Richtungskörperchens bleibt in den Eiern von Limax der inneren Aster des zweiten Richtungsamphiaster in der Nähe des Dottercentrums zurück. Seine Strahlen verschwinden mehr und mehr, während an der Stelle, wo an ihm die Chromatinkörnchen lagen und also wohl auch aus diesen der Eikern entsteht. Dieser ist unregelmässig rund oder oval und

37) l. c. cf. 17).

vorerst noch homogen oder enthält höchstens wenige stark lichtbrechende sphärische Körperchen von ungleicher Grösse, welche rasch an Zahl zunehmen und ungleichmässig vertheilt erscheinen. Sie fehlten auch in den ersten Stadien nur in wenigen Fällen und sind weiterhin konstant vorhanden. Ein complicirterer Bau ist an ihnen nicht zu erkennen, vielmehr erscheinen sie völlig homogen und stimmen, abgesehen von Grössendifferenzen, völlig unter einander überein, auch bilden sie die einzigen geformten Bestandtheile des Eikerns. Mit der weiteren Vergrösserung des letzteren nimmt ihre Zahl gleichmässig zu und erreicht zuweilen eine Höhe von 50 bis 60 Stück. Die Membran des stets in der Nähe der Dottergrenze liegenden Eikerns wird bald runzlig und faltig und zeigt sich also unregelmässig, aber mit doppelten Contouren deutlich hervortretend.

Das Eindringen der Spermatosomen selbst beobachtet Mark nicht, hält es aber für höchst wahrscheinlich, dass dieses schon zu der Zeit, wo die Eier abgelegt werden, also vor Ausstossung des ersten Richtungskörperchens, erfolgt.

Der Spermakern tritt zuerst deutlich hervor einige Zeit nach Bildung des zweiten Richtungskörperchens. Er liegt meist weit von dem Eikern entfernt, in der Nähe der Dottergrenze, und hatte, wenn er zuerst in die Augen fiel, bereits eine beträchtliche Grösse erreicht. In seiner Höhlung lagen eine Anzahl runder, stark lichtbrechender Körperchen. Nie besass der Spermakern eine Strahlenfigur: „In no case by what ever method treated was any trace of such a stellate structure in the protoplasm surrounding the male pronucleus to be detected, either in its earlier or later stages, although carefully sought for in all the numerous specimens of this age which have come under my observation“ (p. 221).

Der Spermakern nähert sich dann dem Eikern, welcher keine merkliche Bewegung zu machen scheint: „From what has already been said of the migration of the female pronucleus, it may at once be inferred that this approximation takes places principally, if not exclusively by a change in the portion of the male pronucleus.“ Beide Pronuclei nehmen gleichmässig an Grösse zu, je näher sie sich treten, und entsprechen sich, was ihre Dimensionen, Inhalt und Form anlangt, so völlig, dass es unmöglich ist, wenn sie neben einander liegen, sie von einander zu unterscheiden, wofern man sie nicht im lebenden Ei von Anfang an verfolgt hat.

Digitized by Google

Nachdem sie einander erreicht haben und in nähere Berührung getreten sind, tritt ein Aster auf. Es fragt sich, ob dieser nicht Reste des inneren Asters der zweiten Richtungsspindel darstellt, hierauf sagt aber Mark (l. c. p. 225): „I think the answer may be most positive that they are not; for the archiaster fades gradually in all parts, and if the central portion remains visible a trifle longer than the rest, it is only as a very indistinct structure". Das Stadium des ersten Asters hält Mark für ein früheres als dasjenige, wo zwei vorhanden sind, die also nicht gleichzeitig auftreten: „...... for in several of my preparations very satisfactory evidence is afforded that one af the new centres may exert an influence of considerable extent bevor its mate has produced the slightest visible sign of its existence".

Sobald die beiden Aster vorhanden sind, erscheinen sie gut entwickelt und liegen dem Eicentrum näher als die beiden Pronuclei, auf welche sie keineswegs centrirt sind, vielmehr liegt der Mittelpunkt ihrer Strahlen ausserhalb dieser. „They are uniformly nearer the middle of the vitellus than the centres of the pronuclei."

Beide Pronuclei zeigen fortdauernd eine deutliche Membran und verschmelzen nicht mit einander, wie innig sie sich auch immer berühren mögen: „The nuclei, tough more faintly outlined than in a earlier stage, are still easily recognizable." Ein eigentlicher Furchungskern existirt nicht: „The first cleavage nucleus does not have a morphological existence."

Während die Pronuclei in früheren Stadien oft eine beträchtliche Anzahl sphärischer Elemente in ihrem Innern tragen, enthält jeder derselben jetzt meist nur etwa 30 Stück, welche in ihren Dimensionen stark variiren. In der Nähe ihrer Berührungsfläche erkennt man in jedem der Kerne einige stark lichtbrechende Körnchen, welche viel kleiner sind als die übrigen Elemente. Mark hatte hier zweifellos schon Chromatinelemente vor sich. Das Centrum eines jeden Asters wird von einer rundlichen Protoplasmamasse gebildet, welche sich in späteren Stadien etwas abplattet. In ihr erscheinen endlich noch eine Anzahl kleiner Körner, welche bei der Abplattung eine mehr lineare Anordnung erhalten. Mitten zwischen den beiden Astern bemerkt man als Ueberbleibsel des verschwindenden Kerninhalts zahlreiche dunkle Körnchen und einige wenige fein contourirte Kreischen, die letzten Spuren sphärischer Körperchen. Auch nach völliger Ausbildung des Amphi-

Digitized by Google

asters findet man noch einen Rest der Kerne selbst. Dieser hat eine solche Lage zu der sich formirenden Spindel, dass man kaum zweifeln kann, dass letztere ihren Ursprung an einer dem Dottercentrum näher liegenden Stelle nimmt, als der Lage der Pronuclei entspricht, so dass die Substanz der sphärischen Körperchen von ihrem Platze nahe der Oberfläche mehr nach dem Eicentrum hinrückt, um die Spindel bilden zu helfen, deren Aster tiefer, das heisst entfernter vom animalen Pol liegen, als die zugekehrten Seiten der Pronuclei. Die Spindelfasern selbst endigen nicht in einem Punkt, sondern setzen sich an die centrale Protoplasmamasse der Pole an. Ihre äquatorialen Körnchen (thickenings) sind zuweilen sehr unregelmässig gelagert. Mark glaubt, dass hierdurch ein früheres Stadium repräsentirt werde, welches von der regelmässigen Anordnung gefolgt wird.

Vergleicht man nun diese von Mark bei der Befruchtung von Limax gefundenen Verhältnisse mit den von mir bei Arion beobachteten, so wird man eine grosse Uebereinstimmung bemerken, wie dies ja auch bei zwei so nahe verwandten Thieren gar nicht anders möglich sein kann. Nur ein Punkt zeigt wesentliche Differenzen und dieser betrifft den Spermakern. Die auffallenden Unterschiede in dieser Beziehung stehen aber wieder in einem unmittelbaren kausalen Zusammenhang mit dem Zeitpunkt der Befruchtung. Während bei Limax diese vor Ausstossung der Richtungskörperchen und also weit vor Entstehung des Eikerns stattfindet, geschieht sie bei Arion erst, nachdem diese Prozesse längst abgelaufen sind und der Eikern völlig ausgebildet vorhanden ist. Es dürfen uns diese Abweichungen bei einander so nahe stehenden Thieren nicht wundern, finden wir doch bei den Echinodermen dieselben Verhältnisse. Während bei den Echiniden die Richtungskörperchen im Ovarium gebildet werden und hier verloren gehen, läuft dieser Prozess bei den Asteriden erst nach Ablegung der Eier ab. Im Bezug auf die Grösse des Spermakerns sind die Angaben zur Zeit noch zu verschieden und sind demnach erst genauere Untersuchungen abzuwarten, ehe man daran denken darf, sie theoretisch zu verwerthen.

Der Uebersicht halber sei es mir vergönnt, hier noch einmal die übereinstimmenden Punkte, welche sich für die Befruchtung bei Limax und Arion nach Mark's und meinen Untersuchungen ergeben haben, zusammen zu stellen: Bei beiden Thieren besitzen

Digitized by Google

die Eier keine Membran. Der Eikern enthält eine grössere Anzahl sphärischer Körperchen, Karyosomen, und liegt nahe der Stelle, wo die Richtungskörperchen ausgestossen sind an der Dottergrenze, hier findet auch seine Vereinigung mit dem Spermakern statt. Es tritt dann zunächst ein Aster, hernach noch ein zweiter Aster auf. Diese Aster liegen dem Eicentrum näher als die Pronuclei und enthalten eine centrale Protoplasmamasse. Die Membran des Eikerns bleibt bis zur vollen Ausbildung der Richtungsspindel bestehen.

Dahingegen wächst bei Limax der Spermakern wegen des frühen Eintritts der Befruchtung bis zu völlig gleicher Grösse mit dem Eikern heran. Er besitzt keine Strahlenfigur. Bei Arion, wo das Eindringen der Spermatosomen verhältnissmässig spät erfolgt, umgiebt sich der Kopf derselben mit einer exquisiten Sonnenfigur. Zur Bildung eines eigentlichen Spermakerns kommt es kaum und aus der Substanz desselben gehen nur zwei Karyosomen hervor. Während es bei Limax besonders unter Berücksichtigung der von van Beneden bei Ascaris erhaltenen Resultate höchst wahrscheinlich ist, dass die Spindel und ihre äquatorialen Körner zu gleichen Theilen aus Ei und Spermakern hervorgehen, werden bei Arion nur zwei Chromatinkugeln, deren jede, wie später erwähnt wird, sich aus zwei Chromatindoppelkörnchen zusammensetzt, aus dem Kopf des Spermatosoms gebildet. Der letztere, welcher, wie die Spermatogenese lehrt, aus dem Kern der Spermatide hervorgeht, muss überhaupt als der einzige bei der Befruchtung in Betracht kommende Bestandtheil des Spermatosoms angesprochen werden. Der Schwanz, welcher auch die in Form des Nebenkerns früher abgeschiedene achromatische Kernsubstanz enthält, ist lediglich Bewegungselement. Er dringt nicht einmal vollständig in das Ei ein und der im Dotter gelegene Theil wird, ohne irgend eine weitere Rolle zu spielen, allmählich aufgelöst, zuweilen erst nach der ersten Furchung.

Das entspricht auch völlig den Resultaten, welche van Beneden[38]) bei Ascaris megalocephala erhielt. Hier spielt nicht nur das als „corps refringent“ bezeichnete Element des Spermatosoms keine Rolle, indem es völlig ausgeschieden wird, sondern es betheiligt sich auch das Protoplasma desselben nicht an der Bil-

38) l. c. cf. 20).

dung des „pronucleus mâle.“ Es ist lediglich dessen Kern, welcher ebenso wie der Eikern zwei Chromatinschleifen liefert, so dass sich der äquatoriale Stern der Furchungsspindel aus vier solchen Elementen zusammensetzt. „Létoile se constitue de deux anses mâles et de deux anses femelles.“ Zu einer eigentlichen Verschmelzung der beiden Pronuclei und Bildung eines Furchungskerns kommt es auch hier nicht. „Les deux pronucleus ne se confondent jamais,“ sagt van Beneden, sowie: „Une conjugaison des deux pronucleus en un noyau embryonnaire morphologiquement unique ne se produit pas.“ Ja, es scheint ihm selbst wahrscheinlich, dass es nicht einmal in den Furchungskernen zu einer Verschmelzung der männlichen und weiblichen Elemente kommt.

Die Entstehung der Aster aus dem Protoplasma und der Spindelfasern aus Kernbestandtheilen wird auch von van Beneden angenommen. Er sagt hierüber (l. c. p. 549): „Mais il me parait incontestable que de même que toute la sphère attractive la portion de ces fibrilles qui siège dans la sphère, est d'origine protoplasmatique et probable que la portion qui se trouve entre la sphére et le disque équatorial se forme aux dépens des fibrilles achromatiques des pronucleus.“

Auch bei Arion gerathen zwar die aus dem Kopf des Spermatosoms hervorgegangenen beiden Karyosomen anscheinend in die Höhlung des Eikerns, aber zu einer Verschmelzung mit den Bestandtheilen desselben kommt es nicht, vielmehr betheiligen sich männliche und weibliche Kerntheile gesondert an dem Aufbau der Furchungsspindel.

Wir hatten diese in dem Stadium verlassen, wo die Chromatindoppelkörnchen unregelmässig zu beiden Seiten der Aequatorialebene vertheilt waren (Fig. 12). Dieselben nähern sich der letztern von beiden Seiten mehr und mehr und die etwa hantelförmigen Gebilde drehen sich dabei so, dass ihre Längsachse der Aequatorialebene parallel verläuft und in dieser Anordnung legen sie sich dann auch hier zu je zweien aneinander. Dieser Vorgang geschieht nicht gleichmässig, sondern bei einigen, die also wohl aus den Karyosomen das Spermakerns hervorgegangen sein werden, etwas später (Fig. 13). Schliesslich besitzen jedoch alle die gleiche Lage (Fig. 14). Es entstehen dadurch Combinationen von je vier Chromatinkörnchen, durch deutliche in der Längsachse der Spin-

Digitized by Google

del verlaufende Zwischenräume von einander getrennt. Der in der Aequatorialebene selbst vorhandene schmale Spalt verschwindet dann völlig und mit der Vereinigung der Chromatinelemente zu abgerundeten Körperchen findet auch eine solche der Spindelfasern statt, die jetzt von Pol zu Pol reichen (Fig. 15). Zugleich hiermit macht sich eine fortschreitende Längsstreckung der Spindel geltend, wodurch die Chromatinkörner fast bis zur unmittelbaren Berührung einander genähert werden. Ueber die Zahl dieser Elemente vermochte ich mir keine Gewissheit zu verschaffen, da in meinen Präparaten sich fast ausnahmslos nur Längsschnitte der Spindel befanden. Nach wenigen schräg getroffenen Exemplaren derselben schätzte ich ihre Zahl auf 16 bis höchstens 20 Stück. Selenka[39]) giebt für Toxopneustes variegatus ihre Anzahl auf 14 bis 24 an.

Die weitern Theilungserscheinungen verliefen ebenso, wie ich sie für die samenbildenden Zellen von Helix pomatia beschrieben habe. Die Chromatinkörner der Aequatorplatte spalten sich der Länge nach. Die Theilungsprodukte selbst lassen wieder eine Differenzirung in zwei übereinander liegende Körnchen erkennen (Fig. 16). Diese beiden Körnchenpaare rücken jedes nach einem andern Pol auseinander (Fig. 17). Hierbei verschmelzen die sie konstituirenden Elemente mehr und mehr unter sich und nehmen schliesslich wieder die Kugelgestalt an (Fig. 18). Es macht sich weiterhin eine zuerst am animalen Pol auftretende und bald den ganzen Dotter umgreifende Furche bemerkbar, welche stetig tiefer wird und schliesslich denselben zugleich mit der Spindel in zwei Hälften theilt. Da diese Spalte am animalen Pol rascher zunimmt als am vegetativen, so findet sich die letzte Verbindungsbrücke, durch welche beide Furchungskugeln noch zusammenhängen, etwas näher dem letztern. Sie enthält die Spindelfasern, welche also zuletzt durchtrennt werden.

Nahe dem der Theilungsebene zugewandten Theile jedes Asters bilden sich die Furchungskerne durch allmähliche Verschmelzung der Kernbestandtheile, das heisst der Spindelfasern und Chromatinkörnchen, ohne dass ich hierbei eine solche Regelmässigkeit beobachten konnte, wie Selenka für Toxopneustes angiebt.

---

39) l. c. cf. 24).

Digitized by Google

Die beiden Furchungskerne sind anfangs noch klein, nehmen aber bald an Grösse zu. Sie enthalten kleine, stark färbbare Körnchen und schwach entwickelte achromatische Fäden in ziemlich regelloser Anordnung. Aeusserlich nach dem Centrum der zugehörigen Furchungskugeln gerichtet sitzen ihnen die zugehörigen Aster noch eine Zeit lang auf, verschwinden aber schliesslich spurlos (Fig. 19). Die Furchungskerne nehmen mehr und mehr an Grösse zu, runden sich ab und zeigen weiterhin dieselben Bestandtheile, welche sich früher auch im Eikern fanden, nämlich die Karyosomen. Diese enthalten Chromatinkörnchen in unregelmässiger peripherer Vertheilung und stehen zuweilen durch Verbindungsbrücken mit einander im Zusammenhang. Sie sind von wechselnder Grösse.

In seltneren Fällen kann die Furchung des Eies vorerst noch unterbleiben und nur eine Theilung der Spindel eintreten, die beiden Furchungskerne liegen dann in demselben Dotter (Fig. 20).

Die beiden Aster der Furchungsspindel zeigten während der Theilung keine besondere Veränderungen. Ihre periphere Umgrenzung erscheint meist kreisförmig, zuweilen mehr längs oder quer oder unregelmässig oval, ein Zustand, der, wie sich ohne Schwierigkeit erkennen lässt, durch die äussere Form des Dotters und die Lage der Spindel in demselben bedingt wird. Zuweilen findet sich in der centralen Protoplasmamasse ein ziemlich scharf begrenzter runder Körper (Fig. 17).

Eines eigenthümlichen Befundes möchte ich hier noch Erwähnung thun. In einem Fall sass jedem Pol der Spindel ein verhältnissmässig sehr kleiner Aster auf und dicht daneben an zwei korrespondirenden Stellen je ein schöner grosser von normaler Ausbildung. Ein Blick auf das noch im Zusammenhang erhaltene letzte Richtungskörperchen lehrte, dass man es hier entschieden mit Begleiterscheinungen einer Drehung der Spindel zu thun hatte, welche bezweckte, sie in die richtige Lage für die bald auftretende erste Furchungsebene zu bringen (Fig. 18).

Der Schwanz des Spermatosoms mit seiner vordern, noch am meisten in die Augen fallenden knopfförmigen Verdickung wird, indem er sich allmählich auflöst, immer undeutlicher, so dass die Deutung der noch vorhandenen Reste oft sehr zweifelhaft bleiben würde, gelänge es nicht, in einzelnen Fällen ihn noch ausserhalb des Dotters als feinen ungefärbten Faden zuweilen auf eine be-

Digitized by Google

trächtliche Strecke zu verfolgen (Fig. 15). Ein Vergleich mit daneben liegenden Spermatosomen zeigt dann die völlige Uebereinstimmung mit dem Schwanzfaden dieser und stellt die Richtigkeit der Beobachtung ausser Frage. Die im Dotter befindliche Partie desselben macht die Bewegung, welche die sich ausbildende Furchungsspindel von der Peripherie nach dem Centrum des Eies bringt, nicht mit, sondern bleibt unverrückt liegen.

Die Struktur der Furchungskerne, welche dieselben Elemente wie der Eikern, nämlich die Karyosomen enthalten, berechtigt zu der Annahme, dass die Furchungsspindeln späterer Generation sich ebenso wie die erste bilden, dass es also hier nicht wie in den samenbildenden Zellen und primitiven Eiern zur Intervention eines Nebenkerns kommt. In Bezug auf letztern haben weitere Untersuchungen den definitiven Beweis gebracht, dass er sich auch in frühern Stadien der Zellen in der Zwitterdrüse oft aus den Spindelfasern direkt bildet (Fig. 2—4). Für die letzte Theilung der Spermatocyten muss ich diesen Entstehungsmodus als den allein gültigen betrachten. Ich kann also jetzt die Beweiskraft meiner früher gegebenen Fig. 26 (Taf. XIV Bd. XXVI d. Arch.) nicht mehr anerkennen. Dieselbe stellt vielmehr einen der sich zuweilen findenden Fälle dar, wo ein Theil des Knäuels frei von Mikrosomen erscheint, ein Zustand wie er für die Umbildung des Knäuels zur Spindel ja charakteristisch ist.

Die rasch auf einander folgenden Theilungen der samenbildenden Zellen sind mit einer stetigen Abnahme ihrer Grösse und vor allen ihres Gehalts an chromatischer Kernsubstanz verknüpft, diese musste also in den Zwischenstadien entweder nur mangelhaft oder gar nicht ersetzt werden. Letzteres blieb freilich so lange nur Vermuthung, bis es mir endlich gelang, Theilungsfiguren aufzufinden, welche deutlich dafür sprachen, dass hier ganz wie bei der Bildung der Richtungskörperchen sich jede Hälfte der Spindel nach der Trennung im Aequator zu einer neuen Spindel direkt umbilden kann. Ich vermag wenigstens für Bilder wie Fig. 1 eins zeigt keine andere Erklärung zu geben. Die Spindelfasern zeigten auf der einen Seite dicht an der Zellgrenze kolbige Verdickungen ihrer hier freien Enden, die wohl aus einer Theilung der äquatorialen Verdickungen, welche zuweilen von mir beobachtet wurden und der „Zellplatte“ Strasburger's entsprechen, hervorgegangen sind. Am andern Pol, welcher mehr im Innern der Zelle lag,

Digitized by Google

gingen die Spindelfasern bogenförmig in einander über. In der Nähe desselben befand sich die Chromatinsubstanz in der Anordnung zu einer Aequatorplatte begriffen. Ob durch solche Theilungen freilich normale und einer ungestörten weitern Entwicklung fähige Zellen hervorgehen, vermag man nicht zu entscheiden, doch halte ich es nicht für unwahrscheinlich.

Die Kerne der Spermatiden zeichnen sich infolge dieser Abnahme der Chromatinsubstanz durch eine sehr geringe Grösse aus. Sie erfahren aber noch eine weitere Verkleinerung ihres Volumens, indem bei der Umbildung derselben zum Kopf des Spermatosoms eine starke Contraction derselben eintritt. Diese zeigt sich, abgesehen von der Abnahme ihrer Dimensionen, auch noch in einem um dieselben auftretenden hellen Hof im Protoplasma, welcher etwa ihrer ursprünglichen Grösse entspricht, sowie in einer bedeutenden Zunahme ihrer Tinctionsfähigkeit. Der Kernsaft wird hierbei wohl bis auf Spuren herausgepresst, so dass schliesslich nur das Chromatin übrig bleibt, da die achromatische Kernsubstanz ja im Nebenkern enthalten ist. Das Chromatin[40]) des Spermatidenkerns ist es also, welches den Kopf des Spermatosoms bildet, dieselbe Substanz ist es auch, welche unter der Form des letzteren einzig und allein bei der Befruchtung eine Rolle spielt. Sie muss also der Träger der vitalen Functionen, der Eigenschaften des Individuums, die bei der Vererbung übertragen werden, sein.

Ich stehe jetzt am Schluss der Aufgabe, welche ich mir gestellt hatte, nämlich bei einem Thier die Geschlechtsproducte von ihrem ersten Entstehen bis zu ihrem Aufgehen zu einem neuen Individuum zu verfolgen. Zwar bin ich mir bewusst, dass meine Arbeiten[41]) noch manche grosse Lücke zeigen, dass viele Punkte noch einer genaueren Erforschung bedürftig sind. Doch glaube

---

40) Vergl.: Flemming, Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XVIII, p. 233 ff.

41) G. Platner, Die Struktur und Bewegung der Samenfäden bei den einheimischen Lungenschnecken. Inaug.-Diss. Göttingen 1885.

Idem — Ueber die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXV.

Idem — Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kerntheilung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXVI.

Idem — Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXVI.

Digitized by Google

ich Mühe und Zeit nicht umsonst darauf verwandt zu haben, und damit einen wenn auch nur kleinen Schritt weiter gethan zu haben zur Lösung des grossen Räthsels, welches uns der Vorgang der Befruchtung immer noch bietet.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel V und VI.

Fig. 1—4. Mitosen bei samenbildenden Zellen von Helix.

Fig. 1. Umbildung einer Spindelhälfte zu einer neuen Spindel.
Fig. 2—4. Entstehung des Nebenkerns aus den Spindelfasern. Spermatocyten.

Fig. 5—20. Befruchtung der Eier von Arion empiricorum.

Fig. 5. Richtungskörperchen.
Fig. 6. Eindringen des Spermatosoms.
Fig. 7. Verbindung des Kopfes desselben mit dem Eikern.
Fig. 8. Theilung des Kopfes des Spermatosoms.
Fig. 9. Die beiden Theilstücke im Innern des Eikerns liegend.
Fig. 10. Auftreten eines Asters. Entstehung der Spindelfasern aus den Karyosomen.
Fig. 11. Auftreten eines zweiten Asters, sämmtliche Karyosomen bis auf die zwei dem Spermakern entstammenden, in Spindelfasern verwandelt. Die Chromatindoppelkörnchen unregelmässig zu beiden Seiten der Aequatorialebene vertheilt.
Fig. 12. Spindel nach dem Eicentrum rückend.
Fig. 13. Bildung der äquatorialen Körnerplatte.
Fig. 14. Desgl. vorgerückteres Stadium.
Fig. 15. Die äquatoriale Körnerplatte ausgebildet. Die Spindel streckt sich. Schwanzfaden des Spermatosoms noch vorhanden.
Fig. 16. Theilung der Chromatinkörner.
Fig. 17. Desgl. vorgerückteres Stadium.
Fig. 18. Verschmelzung der Doppelkörnchen zu Kugeln. Jeder Pol der Spindel mit zwei Aster. Drehungserscheinung derselben.
Fig. 19. Die beiden Furchungskerne im Entstehen. Aster noch erhalten. Dotter gefurcht.
Fig. 20. Die Furchung des Dotters ist ausgeblieben, man erkennt nur die beiden ausgebildeten Furchungskerne.

Anm. Die angewandte Vergrösserung war Hartnack Ocul. 3. Object. IX. Fig. 1—4 wurden beim Zeichnen noch vergrössert.

Digitized by Google

Das Idioplasma und die Kernsubstanz.

Ein kritischer Beitrag zur Frage nach dem Vererbungsstoff.

Von

Dr. **Johannes Frenzel.**

Es kann als eins der ersten und allgemeinsten Ergebnisse der biologischen Forschung betrachtet werden, dass die Nachkommen thierischer wie pflanzlicher Organismen ihren Erzeugern in Allem, d. h. in ihrer Entstehung, in ihrem Bau und in ihren Lebensäusserungen mehr oder weniger ähnlich sind, was oft in so hohem Grade ausgeprägt ist, dass eine Unterscheidung des Erzeugten vom Erzeuger nicht mehr möglich ist. Diese Aehnlichkeit kann nur dadurch erklärt werden, dass die sich fortpflanzenden Organismen alle ihnen inhärenten Eigenschaften auf ihre Nachkommen durch einen Stoff oder durch einen Complex von Stoffen übertragen, nämlich auf dem Wege der Befruchtung, der Copulation u. s. w. Eine solche Uebertragung nennen wir Vererbung.

Wie nun diese Vererbung vermittelt wird, und welches jener Stoff ist, der eine so bedeutsame Rolle zu spielen hat, dies ist eine Frage, welche in der neuesten Zeit von zahlreichen Forschern, Botanikern wie Zoologen, Morphologen wie Physiologen in eingehender Weise erörtert worden ist. Man ging fast allgemein davon aus, dass in den am besten gekannten Fällen der männliche Organismus einen Theil von sich ablöst, nämlich die Spermatozoen, welche auf dem Wege der Begattung oder im engeren Sinne auf dem der Befruchtung, mit dem vom weiblichen Organismus gebildeten Ei in Berührung kommen. Wenigstens für eine gewisse Anzahl jener Fälle kann es ferner als nachgewiesen betrachtet werden, dass ein Samenkörperchen in das Ei eindringt und dass sich sein Kopf, der den Werth eines Zellkerns besitzt, mit dem Eikern vereinigt.

Digitized by Google

So entstand O. Hertwig's Theorie der Vererbung[1]), welche hier am meisten berücksichtigt werden soll, wobei jedoch auch derer zu gedenken sein wird, welche sich auf denselben Standpunkt gestellt haben. Ohne aber auf einen ausführlichen historischen Nachweis eingehen zu wollen, möchte ich nur darauf hindeuten, dass nach O. Hertwig schon im Jahre 1853 von Keber, später, 1866, von E. Häckel, und dann, 1880 von C. Hasse ein ähnlicher Gedanke ausgesprochen worden ist. Auch M. Nussbaum betheiligte sich 1880 an dieser Frage, dann namentlich A. Weismann zuerst 1883 und hierauf in eingehender Weise 1885[2]), indem er der Hauptsache nach Hertwig's Theorie acceptirte, was in selbständiger Weise fast gleichzeitig von Seiten A. v. Kölliker's[3]) geschah. Von Botanikern trat in gewisser Hinsicht vor Allen Ed. Strasburger[4]) in dem gleichen Sinne und in Uebereinstimmung mit den Genannten auf, indem er seine frühere Ansicht änderte, wonach die Befruchtung als die Verschmelzung zweier Zellen angesehen werden sollte. Dem Princip nach hatte dieser Anschauung in erster Linie ja C. v. Nägeli[5]) Rechnung getragen, insofern nämlich, als er nicht gerade den Eikern selbst, sondern vielmehr eine überhaupt in der Eisubstanz in bestimmter Weise vertheilte Materie, sein Idioplasma, als den Träger des Vererbungsstoffes ansprach. So sehen wir C. v. Nägeli in einem gewissen Gegensatz besonders zu O. Hertwig stehen, während Pflüger, um es derartig zu bezeichnen, eine mittlere Stellung einnimmt, und zwar desshalb, als er zwar den „eigentlichen Keimstoff“ nicht auf den engen Raum zweier Zellkerne beschränkt und somit morphologisch nachweisbar sein lässt, sondern ein physiologisches Aequivalent derselben innerhalb des Eies eine gewisse Anordnung annehmen lässt.

---

1) Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Datirt vom October 1884. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft etc. Neue Folge. Bd. XI. Heft 2. p. 277 ff.

2) Ueber die Vererbung, Jena 1883; und: Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena 1885.

3) Die Bedeutung der Zellenkerne für die Vorgänge der Vererbung. Datirt vom Februar 1885. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. etc. Bd. XLII. Heft 1. p. 1 ff.

4) Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena 1884.

5) Mechan.-physiol. Theorie d. Abstammungslehre. München u. Leipzig 1884.

Digitized by Google

Diese verschiedenen Meinungen sind es also hauptsächlich, welche uns hier beschäftigen werden; und ist es auch augenscheinlich, dass die zuerst genannte am meisten Anklang gefunden hat, und beansprucht sie auch jedenfalls eine hohe Beachtung, schon deswegen, weil sie von den hervorragendsten Forschern verfochten und anerkannt wird, so kann man sich doch andererseits nicht verhehlen, dass ihre Grundlage nicht umfassend genug ist, um sie wirklich als eine Theorie annehmen zu können. Denn die Argumentation O. Hertwig's kann immerhin nur als eine einseitige bezeichnet werden, da sie ein zu grosses Gewicht auf die rein morphologischen Thatsachen legt und sich nur auf einen engen Kreis beschränkt. Wenn nun auch A. v. Kölliker bei Behandlung dieser Frage viel mehr Seiten derselben bedacht hat, so hat er doch gerade die gefährlichsten Punkte umgangen oder nur kurz abgethan. Denn bei Berücksichtigung der oben ausgesprochenen einleitenden Gedanken, nämlich bei Berücksichtigung des Umstandes, dass alle Organismen, seien sie von höchster oder niederster Ordnung, eine Vererbungspotenz besitzen, muss man wohl zusehen, wie sich die Vererbungstheorie mit den Fortpflanzungsprozessen verträgt. Dies gerade ist versäumt worden. Es soll nun auch im Folgenden nicht bis auf's Einzelne durchgeführt werden, aber es sollen bestimmte Fälle herausgegriffen werden, um sie zu einem Prüfstein jener Vererbungstheorien zu machen.

Wie also die Vererbung als eine Folgeerscheinung der Fortpflanzung anzusehen ist, so ist zuerst zu untersuchen, welcher Art diese letztere sein kann. Es wird zuerst die geschlechtliche Fortpflanzung zu besprechen sein, um dann zur Behandlung der ungeschlechtlichen überzugehen und an der Hand der gewonnenen Resultate die Vererbungserscheinungen zu erklären.

I. Welcher Art ist die geschlechtliche Fortpflanzung?

Ueberall, wo eine geschlechtliche Fortpflanzung stattfindet, werden vom männlichen Erzeuger Keime abgelöst, die von denen des weiblichen ihrer Entstehung, ihrem Bau und ihrer Thätigkeit nach different sind. Als Spermatozoen, Pollen oder dergleichen haben sie sich mit dem Ei zu vereinigen. Ueber die Art nun, wie diese Vereinigung vor sich geht, bestehen zwar noch Controversen. Immer allgemeiner und berechtigter wird aber die Ueberzeugung,

Digitized by Google

dass der männliche Befruchtungstoff in das Innere des zu befruchtenden weiblichen Produktes eindringt, und nun ist wieder die besonders von O. Hertwig verfochtene Meinung am meisten anerkannt, nämlich dass der Kopf des Samenkörpers allein sich mit dem gleichwerthigen Eikern verbindet, während sein fadenförmiger Schwanz verschwindet. Wie uns A. v. Kölliker (l. c. p. 4) darauf aufmerksam macht, ist es zuerst O. Bütschli gewesen, welcher etwas Derartiges bei Rhabditis festgestellt hat (1872). Später wurde dies am Genauesten von O. Hertwig bei Toxopneustes (Strongylocentrotus) lividus erforscht, und von vielen Andern bestätigt, sodass O. Hertwig vollkommen berechtigt ist, von „ausserordentlich zahlreichen Forschern" zu sprechen, welche seiner Lehre beigetreten seien. Zu diesen dürften J. Eberth, W. Flemming, H. Fol, M. Nussbaum, Selenka und wohl auch E. van Beneden zu rechnen sein, welch' letzterer allerdings lange Zeit einen andern Standpunkt eingenommen hatte. So wollte er eine solche Verschmelzung beim Kaninchen und bei Ascaris nicht annehmen; doch dürfte er in beiden Fällen nach der Meinung Anderer nicht im Rechte gewesen sein.

Gehen wir nun zu den Pflanzen über, bei denen ja auch diejenige Fortpflanzungsform sehr verbreitet ist, welche als typisch geschlechtliche zu bezeichnen bleibt, so hat in diesem Gebiete E. Strasburger die ausführlichsten Untersuchungen angestellt, die ihn im Wesentlichen zu den Anschauungen O. Hertwig's geführt haben. Schon bei früherer Gelegenheit hatte er gefunden, dass bei den Coniferen der „generative" Kern des Pollens in das Ei gelangt, um mit dessen Kern zu verschmelzen, während der zweite noch vorhandene Pollenkern entgegen der Behauptung Goroschankin's sich auflöse. Bei den Orchideen soll ferner nach Strasburger's Darstellung einzig und allein der Kern des Pollens in das Ei einwandern und sich mit dessen Kern vereinigen, während das Protoplasma des Pollens hierbei nicht Antheil habe, was dann auch für alle Monocotylen und Dicotylen zu gelten hätte. Georg Klebs [1]) hat nun bei Gelegenheit einer Kritik hiergegen einige Einwendungen erhoben, die nicht ganz unberechtigt sind. Vor Allem bezieht sich dies auf die allgemeine Geltung der drei von E. Strasburger aufgestellten Sätze, welche Klebs bestreitet.

1) Biologisches Centralblatt. Bd. V. 1. Mai 1885. Nr. 5. p. 129 ff.

Digitized by Google

Damit dürfte allerdings deren Geltung für den Spezialfall durchaus noch nicht angefochten sein, wie wir später erst sehen werden. Immerhin aber werden wir dem Kritiker beistimmen müssen, wenn er sagt (l. c. p. 132), dass es nicht erwiesen und bis jetzt mit unseren gegenwärtigen Mitteln auch gar nicht zu erweisen sei, dass durchaus nichts vom männlichen Cytoplasma (des Pollens) in das Ei gelange.

Wenn man nun auch, sowohl für Thiere wie für Pflanzen eine ganze Reihe von Beispielen anerkennen muss, wo die Vereinigung des Spermakopfes mit dem Eikern festgestellt ist — das sowohl bei Thieren wie bei Pflanzen vorhandene sogenannte männliche Cytoplasma d. h. Fadenschwanz oder Pollenplasma bleibe vorläufig ausser Acht — so dürfen doch die dagegen gemachten Einwendungen nicht völlig unberücksichtigt bleiben. Vor einem Jahrzehnt sprach sich wie bekannt E. van Beneden dahin aus, dass bei den Säugethieren das Spermatozoon niemals in das Eiinnere eindringt, sondern dass sich ihrer mehrere auf der Dotteroberfläche festsetzen, wodurch eine Vermischung der Spermasubstanz mit der Dottersubstanz zu Stande käme. Dies war van Beneden's Ansicht von der Befruchtung, die er jetzt allerdings erheblich zu Gunsten derjenigen von O. Hertwig umgestaltet hat. Denn neuerdings hat er in einer ausserordentlich sorgfältigen Untersuchung [1]) dargethan, wie bei Ascaris megalocephala ein Samenkörperchen in das Ei hineingelange, wie das Köpfchen als echter Kern sich an den Eikern lege, worauf sich eine Spindel bilde, die aus vier Schleifen besteht.

Als ein entschiedener Gegner der Lehre Hertwig's bleibt eigentlich so nur noch Anton Schneider übrig, da sich nach seiner Darstellung bei Asteracanthion und bei den Hirudineen die Spermatozoen, nachdem sie in mehrfacher Anzahl eingedrungen, einfach in dem Eidotter auflösen sollen. Hiergegen sprechen aber so viele Beobachtungen, z. B. vor Allen diejenigen Eberth's [2]), welche zum Theil doch an dem gleichen Objekt angestellt wurden, dass A. Schneider wohl widerlegt sein dürfte.

---

1) Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation etc. Archives de Biologie. Vol. IV. 1884.

2) Die Befruchtung des thierischen Eies. Fortschritte der Medizin. 1884. Nr. 14.


Digitized by Google

In gewissem Sinne ist etwas Aehnliches für Cyclostoma und für Amphibien vor einigen Jahren auch von Kupfer und van Bambeke behauptet worden, wie wir der Ausführung Hertwig's (l. c. p. 289) entnehmen. Zwar wendet dieser dagegen ein, dass er selbst sowohl, wie auch Born bei dem Froschei das regelrechte Verhalten gefunden habe. Damit sind aber die Resultate jener Forscher, da sie immerhin doch auf einem etwas anderem Gebiete erhalten sind, noch nicht endgültig bestritten.

Wie weit hierbei ferner die Bedeutung der Polyspermie in Betracht kommt, soll weiter unten noch verfolgt werden; über den Befruchtungsvorgang selbst scheint mir aber eine andere Erwägung am Platze zu sein. Nur in wenigen Fällen nämlich lässt sich dieser Vorgang unmittelbar mit dem Auge verfolgen; in einer anderen, bis jetzt auch noch nicht sehr grossen Zahl von Fällen hat man allerdings mit der Schnittmethode Aehnliches erreicht, indem man, wie bekannt, die einzelnen Stadien mittelst einer Conservirungsflüssigkeit fixirt und im Schnittbilde dargestellt hat. Dennoch wird man damit nicht überall zum Ziele kommen, namentlich nicht dort, wo sich fast unüberwindliche technische Schwierigkeiten entgegenstellen. Man bedenke nur, wie ausserordentlich schwierig es ist, das befruchtete Säugethier-Ei aufzufinden, also dasjenige Objekt, welches für uns doch von dem allergrössten Interesse ist und sein muss.

Von dieser Ueberlegung ausgehend, möchte ich vorschlagen, nicht die mikroskopisch-morphologische Richtung bei derartigen Untersuchungen allein zu verfolgen, sondern dabei auch die physiologisch-experimentelle mitreden zu lassen. Die Gebrüder Hertwig selbst haben ja neuerdings [1]) den Werth dieser beiden Forschungsarten mit einander verglichen, und es dürfte wohl angemessen erscheinen, ihre treffenden Worte hier anzuführen. „Um die Erscheinungen des Zellenlebens," sagen sie, „verstehen zu lernen, kann man zwei Methoden der Untersuchung anwenden, welche beide für die Lösung des Problems von gleicher Bedeutung sind, indem sie sich gegenseitig fördern und ergänzen. Die eine ist die Methode der vergleichenden Beobachtung, man könnte auch

1) Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft etc. Bd. XIX. (N. F. Bd. XII.) 1885. p. 221.



sagen, die Methode der Morphologie, da sie vorwiegend von morphologischer Seite geübt und ausgebildet wird, die andere dagegen ist die Methode der experimentellen Untersuchung, die physiologische Methode, insofern speziell die moderne Physiologie sich ihrer mit Vorliebe bedient.“ Dann fahren sie fort (l. c. p. 122): „Auch mit dieser Methode (mit der experimentellen) hat man in der Neuzeit schöne Resultate erzielt, und noch reichere Ausbeute steht wohl in Aussicht. Denn wie es scheint, kann die Untersuchung der Lebenserscheinungen der Zellen, welche bei der rein morphologischen Behandlungsweise sich in der Neuzeit allzu sehr in die nebensächlichen Details zu verlieren droht, von Seiten des Experiments neue Impulse gewinnen.“

Diese Sätze möchte ich um so lieber unterschreiben, als sich darin gewissermaassen die Abwendung von dem rein morphologischen Standpunkt ausspricht, den doch gerade der eine von beiden, O. Hertwig, in seiner „Vererbungstheorie“ mit grosser Energie festgehalten hatte. Am allerwenigsten möchte ich aber, um es beiläufig auszusprechen, die morphologische Richtung damit irgendwie vernachlässigt wissen, weil damit ja der gesicherte Boden für eine physiologische Erkenntniss entzogen sein würde, wie ich dies schon an anderer Stelle hervorzuheben versucht habe [1]).

Kehren wir nach dieser Abschweifung wieder zu unserem Thema zurück, so sei zunächst auf die schönen Erfolge hingewiesen, welche E. Pflüger, Born, die Brüder Hertwig u. A. bei ihren methodisch angestellten Bastardbefruchtungen erzielt haben. Um nun experimentell zu entscheiden, ob nur eins, oder zwei und mehr Spermatozoen in das Ei eindringen, oder, genauer gesagt, eine regelrechte Befruchtung bewerkstelligen, so sollte man Doppelbefruchtungen vornehmen, indem man den Samen zweier Männchen von verschiedener Species oder nur von verschiedenen scharf gekennzeichneten Eigenthümlichkeiten (Rassethieren) auf eine Anzahl von Eiern einwirken lässt. Dies wäre dort, wo die Befruchtung eo ipso ausserhalb des weiblichen Körpers vor sich geht, mit Leichtigkeit anzustellen. Man könnte dann aber, was doch sehr wichtig wäre, etwas Aehnliches an Säugethieren vornehmen, z. B. an Hunden, wo allerdings eine künst-

1) Mikrographie der Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken. I. Theil. 1885. Nova Acta d. Kgl. Leopold-Carol.-Akad. etc. Bd. XLVIII. p. 87.


Digitized by Google

liche Befruchtung schwierig, jedoch nicht unausführbar sein wird. Hier hätte man die Individuen dreier scharf charakterisirter und reiner Rassen so zu kreuzen, dass man eine Hündin entweder von zwei unter einander verschiedenen männlichen Hunden belegen lässt, oder sie mit deren Samen künstlich befruchtet. Würde dann eins von den Nachkommen alle drei Merkmale (Rasseeigenthümlichkeiten) in sich vereinigen, so wäre damit nicht nur das normale Eindringen von mehreren, nämlich von mindestens zwei, Samenkörperchen in das Ei bewiesen, sondern auch die Copulation von mehr als zwei „männlichen" Kernen mit dem weiblichen. Würden aber, was allerdings immer wahrscheinlicher wird, die Nachkommen nur die Charaktere von zweien der gekreuzten Individuen aufweisen, so würde damit auch noch der indirekte Beweis geliefert werden können, dass nur ein Samenkörperchen zur Befruchtung dient, da doch nicht anzunehmen ist, dass die Spermatozoen des einen Individuums bei dem Eindringen in das Ei vor denen des anderen bevorzugt seien.

Allerdings müsste man bei derartigen Versuchen, um es kurz zu berühren, mit grösster Vorsicht zu Werke gehen; denn es werden nach meinem Dafürhalten die Jungen Merkmale und Eigenschaften aufweisen können, die bei den Eltern entweder als latente gar nicht zur Wahrnehmung gekommen oder vielleicht auch nicht einmal als solche vorhanden gewesen sind. So wurden vor einiger Zeit im Zoologischen Institut zu Berlin graue und weisse Mäuse gehalten, deren Nachkommen nicht etwa, wie man hätte erwarten sollen, weiss und grau gescheckt, sondern vielmehr weiss und bräunlichgelb gescheckt aussahen. Woher diese letztere Farbe herrührte, ist mir ganz unklar geblieben, umsomehr als Crampe [1]) bei äusserst zahlreichen und gewissenhaften Zuchtversuchen festgestellt hat, dass sowohl bei Mäusen wie bei Ratten die Sprösslinge von ähnlich Gekreuzten stets nur die Farben ihrer Erzeuger erkennen liessen.

Sehen wir nun davon ab, wie gross die Anzahl der zur wirklichen Befruchtung dienenden Spermatozoen sein kann, und stellen wir als höchst wahrscheinlich hin, dass diese Zahl überall im Thier- und Pflanzenreich gleich eins ist, so können wir, um einen

1) Die Gesetze der Vererbung der Farbe. Zuchtversuche mit zahmen Wanderratten. Landwirthsch. Jahrbücher. Bd. XIV. 1885. p. 379 ff.

Digitized by Google

Schritt weiter zu gehen, folgenden Satz A. v. Kölliker's (l. c. p. 6) anerkennen: „Mit O. Hertwig nehmen die meisten Autoren an, dass der Spermakern und der Eikern unter einander verschmelzen, und dass in Folge dieser „Conjugation“ der erste Kern des Embryo (der Furchungskern O. Hertwig's) entstehe.“ Geben wir diesem Satz eine etwas andere Fassung, so können wir behaupten: Es ist für eine Anzahl von Fällen sicher bewiesen, für eine andere Anzahl dagegen sehr wahrscheinlich gemacht, dass sich der „männliche Kern“ d. h. der Samenkopf oder der generative Pollenkern, nachdem er in die Eisubstanz eingedrungen ist, mit dem Eikern verbindet, — um diesen etwas indifferentern Ausdruck im Hinblick auf Van Beneden's Befunde an Ascaris megalocephala zu wählen. Wenn daher G. Klebs in seiner obengenannten Kritik betont, dass dies nur Hypothesen seien, die keine allgemeine Geltung hätten, so müssen wir ihm wohl vor der Hand Recht geben; aber daran müssen wir festhalten, dass sie doch irgendwo wirklich auf absolut sicheren Grundlagen beruhen, nämlich dort, wo die direkt angestellten Beobachtungen in Betracht kommen. Und dies ist gewiss von der grössten Bedeutung.

Nun aber tritt die wichtige Frage an uns heran, ob sich jener Körper, den wir der Kürze halber vorläufig als den männlichen Kern bezeichnen wollen, allein mit der Eisubstanz, um diesen unbestimmten Ausdruck zu gebrauchen, verbindet, oder ob dies auch noch andere vom männlichen Erzeuger abstammende Elemente thun, und obgleich es mir scheint, dass diese Frage noch nicht für alle Fälle mit Sicherheit entschieden ist, so kann doch wohl, wie wir sogleich sehen werden, das Erstere als das wahrscheinlichere angesehen werden.

Zunächst sei hierbei an E. Strasburger's Behauptung erinnert, dass einzig und allein der generative Pollenkern in das pflanzliche Ei eindringe. Aber bereits G. Klebs hat, wie wir schon oben gesehen haben, darauf aufmerksam gemacht, dass man das Eindringen jedweden männlichen Cytoplasma's nicht unbedingt negiren könne, wenn man die trotz der grossen Fortschritte doch immerhin bestehende Mangelhaftigkeit unserer Untersuchungsmethoden in Erwägung zieht. In der That kann man diesen Einwand nicht ganz unberechtigt finden, wenngleich er sich gegen einen so anerkannten und gewissenhaften Forscher wie E. Strasburger richtet, der doch sicher seine Behauptung nicht rein aus

Digitized by Google

der Luft gegriffen hat. In diesem schwierigen Gebiet, wo es so viel auf persönliche Ueberzeugung ankommt, wird man wohl nicht so leicht zum endgültigen Ziele kommen. Wir müssen aber dabei bedenken, dass dort, wo wirklich und unzweifelhaft noch etwas Anderes in das Ei eindringt, als der männliche Kern, was ja bei den thierischen Eiern erwiesen ist, dies meist ein Fortbewegungsorgan für jenen Kern, nämlich den Samenkopf, ist. Ein solches Organ oder ein Körper, welcher die Rolle eines solchen spielte, fällt aber in den von Strasburger beobachteten Fällen ganz fort; denn wir wissen von den thierischen Eiern her, dass sich der männliche Kern, sobald er in die Eisubstanz gelangt ist, allein d. h. ohne Hülfe seiner ihm ursprünglich mitgegebenen Geissel (Fadenanhang) fortbewegen kann, und es ist kein Grund vorhanden, warum man für den sonst so übereinstimmenden Vorgang bei den Pflanzen nicht das Gleiche annehmen sollte. Gewiss wird auch hier der generative Kern, sobald er in das Ei eingedrungen ist, die Fähigkeit erlangen, sich gegen den Eikern hin fortzubewegen. Geben wir aber dies zu, so muss es, namentlich wenn wir dem männlichen Kern jene von O. Hertwig, Kölliker u. A. behauptete wichtige Funktion zuschreiben wollen, doch als unnöthig und zwecklos erscheinen, wenn mehr Substanzen in das Ei gelangen, als grade nothwendig erscheint.

Hier treffen wir nun einen anderen sehr bedeutenden Punkt, auf den wir nun einzugehen haben.

Der Einzige nämlich, welcher mit Bestimmtheit behauptet, dass das männliche Cytoplasma vom Ei ganz abgeschlossen sei, ist Strasburger. Die Uebrigen geben das gleichzeitige Eindringen einer solchen Substanz zu, freilich bei Gelegenheit völlig anderer Verhältnisse, nämlich wo es sich um ein Fortbewegungsorgan handelt, wie wir soeben gesehen haben. Dennoch müssen wir uns fragen, ob denn die Geissel des Samenfadens thatsächlich nur als ein solches Organ dient. O. Hertwig bejaht dies entschieden und mit recht gewichtigen Gründen, indem er eben hervorhebt, (l. c. p. 282), dass diese Geissel ein Bewegungsorgan sei und die Aufgabe habe, den Spermakern mit dem Ei in Berührung zu bringen. Und der Autor hält dies für wichtig genug, um es noch einmal wie folgt zu betonen (l. c. p. 290). „Es lassen sich aber auch direkt Gründe dagegen vorbringen, dass der contractile Faden des Spermatozoon eine Vererbungspotenz besitze. Derselbe besteht

Digitized by Google

nämlich nicht aus einfachem Protoplasma, wie der protoplasmatische Körper des Eies, sondern ist ein Plasmaprodukt, er ist, wie die Muskelfibrille, ein zu einem bestimmten Arbeitszweck angepasstes und umgewandeltes Plasma. Von einer Substanz aber, welche Anlagen der Eltern auf das Kind übertragen soll, werden wir annehmen müssen, dass sie sich noch in einem ursprünglichen, histologisch undifferenzirten Zustand befindet. Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, kann der contractile Faden des Spermatozoon, wie auch Sachs jetzt annimmt, nur die einzige Bedeutung eines Bewegungsorgans haben, welches die Aufgabe hat, den allein befruchtenden Kernstoff mit der Eizelle in Berührung zu bringen."

So richtig diese Argumentation ohne Zweifel ist, ganz unbeanstandet kann man sie doch nicht lassen. Zuerst dürfte es aber wohl zweckmässig sein, auch den morphologischen Werth eines Spermatozoons zu beleuchten.

Wie A. v. Kölliker auseinandersetzt (l. c. p. 2), habe er gefunden, „dass die Kerne der Samenzellen allein auswachsen und sowohl den Körper als auch den beweglichen Faden der Samenfäden erzeugen", was zunächst für die Säugethiere galt. Ferner aber stellte er, „gestützt auf weitere Erfahrungen bei Wirbelthieren und Wirbellosen den Satz auf, dass die Samenfäden aller Thiere die Bedeutung von Kernen haben." Dieser Satz hatte sich allerdings in seiner Allgemeinheit nicht als haltbar gezeigt, so dass ihn Kölliker selbst modificirte. „Ohne aber," wie er sich ausdrückt (l. c. p. 3), „behaupten zu wollen, dass die Samenfäden und Samenelemente bei keinem Geschöpf den Werth von Zellen haben," blieb er doch entgegen von La Valette St. George bei seiner Meinung, dass vor allen bei den Säugern, aber auch bei vielen anderen Geschöpfen die Kerne der Bildungszellen mit ihrem grösseren Abschnitte den Körper der Samenfäden und aus einem Theile ihres Inneren d. h. des Kernsaftes den Faden erzeugen.

Mit dieser Ansicht Kölliker's, mag sie nun richtig oder falsch sein, ist uns freilich vorläufig nur wenig geholfen; denn wir wissen ja nicht, was wir so recht eigentlich unter dem Ausdruck „Kernsaft" zu verstehen haben. Ist nämlich der Kernsaft ganz allgemein ein specifischer Bestandtheil des Kernes, oder ist er auch dem Zellenplasma eigenthümlich? Wer will uns darüber eine sichere Auskunft ertheilen! Ja, mir scheint sogar die letztere der

Digitized by Google

beiden Möglichkeiten nicht so ganz unwahrscheinlich zu sein, wofür doch gerade die Beobachtungen beim Eindringen des Spermakopfes in das Ei sprechen. Denn hierbei nimmt dieser ja, wie besonders O. Hertwig nachgewiesen, Kernsaft auf, den er vorher nicht besass. Und woher stammt dieser Kernsaft? Doch wohl aus der nächsten Umgebung, nämlich aus der protoplasmatischen Eisubstanz. Was hier aber eintritt, das kann es auch ebensogut an anderen Stellen, will sagen, auch in den Samenzellen (Spermatocyten) und anderen Zellen überhaupt.

Zur morphologischen Bedeutung des Samenfadens(-körperchens) kommt nun aber noch etwas anderes hinzu, das auch nicht zu übersehen ist. Zunächst hat W. Reinhard[1]) in Charkow hierzu einige Angaben gemacht, die allerdings nicht ganz klar sind und sich anscheinend widersprechen. So viel lässt sich aber aus denselben ersehen, dass er bei Alcyonella und Echinoderes den Samenkörper aus einem „Centralfaden" und einem „helleren äusseren Theile" gefunden habe, was auch schon im December 1881 von ihm mitgetheilt worden sei, früher also als die sonst damit übereinstimmenden Resultate der Untersuchungen Max von Brunns[2]). Weiterhin aber sagt Reinhard, um es beiläufig zu erwähnen, dass der Samenkörper weder durch die Verlängerung der Samenzellenmembran, noch aus dem Kern der Zelle, wie es Allmann behauptet, sondern aus dem Protoplasma der Samenzelle gebildet ist (l. c. p. 539); worauf derselbe Autor, und zwar in den nächsten Sätzen es als „höchst wahrscheinlich" hinstellt, da der Zellkern bei der Bildung des Samenkörpers verschwindet, dass dieser Zellkern „den Centralfaden des Samenkörpers, vielleicht auch seinen ganzen Vordertheil bildet". Diese beiden Gegensätze lassen sich offenbar nicht mit einander vereinigen, und die letztere Anschauung muss doch mehr Geltung haben, da Reinhard im nächsten Absatz für Echinoderes angiebt, dass der Kern der Spermatoblaste sich allmählich verlängert und den Centralfaden des Samenkörpers bildet. Ich kann es mir nicht anders denken, als dass hier ein Druckfehler vorliegt, und dass es p. 539 Zeile 10 und 11 für „Samenkörper" der hellere äussere Theil

1) Zoolog. Anzeiger Nr. 204 vom 14. September 1885.

2) Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von Paladina vivipara. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXIII. 1884. p. 413 ff.


Digitized by Google

des Samenkörpers heissen muss. Dann würde in der That Reinhard zu derselben Ueberzeugung wie M. von Brunn gekommen sein, welcher ja nachweist, wie auch A. v. Kölliker citirt, dass diese äusere Umhüllung protoplasmatischer Natur sei und von der Bildungszelle der Samenfäden herrühre, also nichts mit dem Kern zu schaffen habe.

A. v. Kölliker gibt das Vorhandensein des protoplasmatischen Bestandtheils nun zwar zu (l. c. p. 4), meint aber, dass dieser nach seiner Erfahrung häufig nicht mehr vorhanden sei. Damit wird also anerkannt, dass er auch häufig bestehen bleiben kann, und dies wird nun gerade dort eintreten können, wo eigentlich das ganze Gebilde von Kernnatur sein sollte. Bedenken wir jetzt diese Argumente, bedenken wir, dass das Spermatozoon in vielen Fällen einen protoplasmatischen Bestandtheil besitzt, dass es ferner in Gestalt seiner Geissel einen Bestandtheil von höchst zweifelhafter Herkunft besitzt, erinnern wir uns endlich daran, dass doch in so vielen Fällen, so bei Pflanzen, so bei Nematoden, die befruchtenden Elemente den Werth und die Bedeutung von Zellen haben, so muss dies alles Zweifel hervorrufen, um so mehr, als ja noch Niemand behauptet, geschweige denn nachgewiesen hat, dass der ganze Samenkörper mit dem Chromatin, dem eigentlichen wirksamen Stoffe, identisch sei. Ja es ist sogar von dem einzigen Autor, welcher nichts als den generativen Kern in das Ei eindringen lässt, von Strasburger, nicht behauptet und bewiesen worden, dass dieser Kern einzig und allein aus echter Kernsubstanz (Chromatin) bestehe, so dass die Möglichkeit und Wahrscheinlichkeit noch offen bleibt, dass auch Kernsaft mitgeht, der recht wohl protoplasmatischer Natur sein kann. Es ist dies freilich ein etwas dunkles Gebiet, das bisher noch zu wenig Beachtung gefunden hat; denn über jene Substanz, die man als „Kernsaft“ bezeichnet, wissen wir doch recht wenig. Sicherer sind allerdings unsere Kenntnisse in Betreff der thierischen Spermatozoen. Auch hier ist besonders wieder von O. Hertwig nachgewiesen worden, dass der Spermakopf nur aus Kernsubstanz, um diesen Ausdruck vorläufig beizubehalten, bestehe, also absolut keinen Kernsaft enthalte. Dagegen hat freilich Van Beneden ausgesagt, dass der chromatische Bestandtheil, also seine Kernsubstanz, noch von einer achromatischen Lage umgeben ist, die gleichfalls in die Bildung des männlichen Vorkerns eingeht. Hierauf mag nun dess-

Digitized by Google

wegen nicht ein allzugrosses Gewicht gelegt werden, da M. Nussbaum, um Kölliker's Worte anzuwenden (l. c. p. 5) „keine bei der Bildung des Spermakerns betheiligte achromatische Lage kennt“ und da sich auch Van Beneden ganz entschieden dagegen ausspricht, dass der Protoplasmakörper der (zelligen) Samenkörperchen bei der Bildung des männlichen Vorkerns eine Rolle spiele, und dass er auch sonst für die Befruchtung keine wesentliche Bedeutung zu haben scheine. Wie man sieht, ist, um es nebenbei zu bemerken, dieser Satz Van Beneden's doch mit einer gewissen Vorsicht aufgestellt worden.

Die achromatische Lage Van Beneden's mag sich noch irgendwie ihrer Herkunft und ihrer Bedeutung nach aufklären lassen. Vielleicht wird sie eine modifizirte Kernsubstanz sein, welche die Eigenschaft der Färbbarkeit verloren hat, ähnlich wie es H. v. Wielowiejski[1]) in Lemberg für das „Keimbläschenstadium des Geschlechtskernes“ angiebt, wobei sich der Inhalt mit der von ihm angewendeten Methylgrünlösung nicht färbt, „während das im Samenkopfe enthaltene Chromatin ausnahmslos eine sehr intensive Färbung annimmt“ (l. c. p. 723).

Besitzt also der männliche Kern (Spermakopf), um wieder zu den einfacheren Verhältnissen überzugehen, keinen Kernsaft, so ist er doch in so zahlreichen Fällen mit der als Bewegungsorgan dienenden Geissel behaftet, ganz abgesehen von der oft auftretenden schon oben besprochenen protoplasmatischen Umhüllung. Was wird nun aus der Geissel? Wir wissen bestimmt, dass sie nicht aus Chromatin (echter Kernsubstanz) besteht, und dass sie mit dem Spermakopf in das Ei gelangt. Mit Recht sagt Kölliker (l. c. p. 5), „dass das Schicksal der beweglichen Fäden nicht mit Sicherheit ermittelt ist“. Es liegt nach ihm nahe, anzunehmen, dass sie sich im Dotter auflösen, da von ihnen später nichts mehr wahrzunehmen sei. — O. Hertwig (l. c. p. 282) drückt sich wie folgt aus: „Hier liegt nun der Sachverhalt so, dass, wenn das Spermatozoon in das Ei eingedrungen ist, wir von der Geissel, welche wohl schliesslich mit dem Dotter verschmilzt, auch nicht irgendwelche wahrnehmbare Einwirkung auf die Entwicklung der Eizelle ausgehen sehen.“ Die Wahrheit dieses negativen Befundes darf wohl nicht angezweifelt werden, und es mag

1) Zoolog. Anzeiger Nr. 211 vom 14. December 1885.


Digitized by Google

als bewiesen angesehen werden, dass es wirklich Fälle giebt, wo nachweislich nur der Spermakopf eine aktive Thätigkeit bei der Befruchtung ausübt. Dennoch muss noch kurz erörtert werden, was aus der Geissel wird. Leider macht O. Hertwig hierüber keine ganz bestimmte Angabe, denn er lässt uns nur wissen, dass dieses Organ später verschwunden ist, wobei die Vermuthung entsteht, dass es sich löst. Wie aber soll man sich diesen Vorgang denken? Soll man annehmen, dass sich die Geissel etwa in dem stolzen Bewusstsein, ihre Pflicht erfüllt zu haben, in das unendliche Meer weiblichen Eistoffes stürzt, um darin ihren Tod zu suchen? Ein schöner Tod, fürwahr; oder soll man nicht vielmehr annehmen, dass sie von der Eisubstanz als gute Beute erwischt und einfach aufgefressen wird? Das wäre, etwas weniger drastisch ausgedrückt, einer wirklichen Auflösung gleichzusetzen; und dieser letztere Vorgang hätte auch viel mehr Wahrscheinliches an sich, da man sich doch kaum recht vorstellen kann, wie der contractile Faden, der eben weiter nichts sein soll, dazu komme, selbständig seinen Untergang zu bewerkstelligen. Nun muss man sich jedoch fragen, in welcher Weise jene Auflösung wohl vor sich gehen kann. Entweder hat man in der Eisubstanz irgend einen einfachen chemischen Körper zu suchen, etwa eine Säure oder eine Base oder ein Salz, der im Stande ist, jenes „Bewegungseiweiss“ zu lösen, wobei sich ein ganz einfacher physikalischer oder chemischer Process abspielen würde. Oder man muss annehmen, dass hier Processe „höherer Ordnung“, um sie nicht vitale zu nennen, vor sich gehen, die dann ein „Leben“ in der Eizelle als solcher voraussetzen müssten. Von diesen beiden Möglichkeiten scheint mir die erstere, obgleich sie so einfach aussieht, nicht durchführbar zu sein. Die Substanz der contractilen Geissel besteht ja aus einer Eiweissart und ist als solche nicht so leicht löslich. Wie sollte dann also der Faden so rasch verschwinden, dass man sich über sein Verbleiben gar nicht klar werden kann! Wir wissen aber von den Eiern, dass sie neben den doch mehr secundären Bestandtheilen, wie Fett und Dotter, auch echten unverfälschten Zellstoff (Protoplasma, Zellsubstanz) enthalten, dem man eine ähnliche „complicirte Molekularstruktur“ im Sinne Nägeli's wie der Kernsubstanz zuschreiben muss. Dieser Umstand dürfte noch, wie weiter unten ausgeführt werden soll, von grösserer Bedeutung werden. Hier aber ist er desswegen zu betonen, weil er uns das

Digitized by Google

Verschwinden der Geissel erklärlicher macht, und der obige Vergleich von dem „Auffressen“ dürfte nicht ganz unpassend sein, da wir jetzt ganz wohl annehmen könnten, dass diese Geissel verdaut und resorbirt werde.

Diese ganze Auseinandersetzung wie auch die Argumentation O. Hertwig's über den Werth des contractilen Fadens wird wohl als eine stichhaltige anerkannt werden; sie lässt aber doch noch eine andere Meinung zu, die kurz berührt werden möge. Zwar stellt O. Hertwig die Annahme, dass dieser Faden zugleich auch ein Befruchtungsstoff sei, als vollständig aus der Luft gegriffen hin (l. c. p. 282); zwar betont er mit Entschiedenheit, dass man von diesem Gebilde auch nicht irgendwelche wahrnehmbare Einwirkung auf die Entwicklung der Eizelle ausgehen sehe. — Weil wir sie nicht sehen, so ist aber doch damit eine solche Einwirkung nicht ein für allemal ausgeschlossen! Mir scheint, dass gerade hier ein gar zu hoher Werth auf die rein morphologischen Erscheinungen gelegt wird. Es spielen sich ganz augenscheinlich genug Vorgänge unter dem Mikroskop ab, die wir bis jetzt wenigstens noch nicht wahrnehmen, noch nicht unmittelbar sehen können. Daher darf wohl eine Möglichkeit nicht ganz von der Hand gewiesen werden, dass nämlich auch die Substanz der Samengeissel noch irgend eine Befruchtungsthätigkeit ausübe. Es ist schon an und für sich etwas auffallend, dass die Geissel überhaupt in das Ei eindringt; denn wenn man sich daran erinnert, dass der in das Ei gelangte Spermakopf eine Eigenbewegung sehr bestimmter Art auszuführen im Stande ist, so müsste doch das erstere als unnütz erscheinen, und es wäre ebenso zweckmässig, wenn die Geissel aussen zurückbliebe. Freilich darf man sich auf den rein teleologischen Standpunkt bei dieser Frage nicht stellen, aber eine gewisse Berechtigung hat dieser auch. Nicht überall hat ferner der Anhang (um diese allgemeinere Bezeichnung zu wählen) des männlichen Kernes die Bedeutung eines solchen Fortbewegungsorganes, oft führt er nur langsame Bewegungen aus, wie z. B. der wachsende Pollenschlauch, ferner die sich amöboid bewegenden Spermatozoen [1]). Oft ist aber auch

1) Vergl. auch: Otto Zacharias, Ueber die amöboiden Bewegungen der Spermatozoen von Polyphemus pediculus. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XLI. Heft 2. (1884.) p. 252 ff.


Digitized by Google

gar keine aktive Bewegung an jenem Gebilde wahrzunehmen, was in vielen Fällen jedoch nur ein, ich möchte sagen, latenter Zustand sein wird, so bei den Decapoden (Crustaceen), wie uns Joh. Dewitz[1]) jüngst angedeutet hat.

Gehen wir jetzt noch einmal die Resultate durch, die wir gewonnen haben, so müssen wir zugeben, dass es bei der geschlechtlichen durch die Befruchtung erzielten Fortpflanzung wahrscheinlich ist, dass von männlichen Keimstoffen nur echte Kernsubstanz zur Wirkung kommt (Hertwig, Kölliker etc.). Sicher bewiesen ist dies aber bis heute nicht, da sowohl andere Kernbestandtheile (Kernsaft) wie auch protoplasmatische Bestandtheile (Hülle der Samenkörper) dabei in Frage kommen können. Zur Klarstellung des Sachverhalts müssen namentlich die Untersuchungen im Sinne E. Strasburger's entscheidend werden. Und wenngleich gerade hier die technischen Schwierigkeiten ausserordentlich grosse sind, so kann man nur wünschen und hoffen, dass sie sich werden überwinden lassen. Eine solche Hoffnung scheint mir angesichts der so gewaltig grossen Erfolge, die man in der Neuzeit auf diesem Gebiete errungen hat, keine allzu überschwängliche zu sein. Wenn aber nur ein einziger Fall klar und deutlich gezeigt worden ist, wo nichts anderes als echte Kernsubstanz in das Ei gelangt, so wird man die Möglichkeit nicht mehr bezweifeln können, dass diese Substanz einzig und allein die Befruchtung bewirkt und die Entwicklung anregt.

II. Fortpflanzung auf ungeschlechtlichem Wege.

Nachdem ein Ueberblick über die hauptsächlichsten Vorgänge bei der geschlechtlichen Fortpflanzung gehalten worden ist, werden jetzt alle diejenigen Fälle zusammenzufassen sein, wo die Vermehrung und Fortpflanzung nicht in jener Weise, sondern entweder auf dem Wege der einfachen und komplizirten Theilung (Protozoen, Pflanzenvermehrung durch Ableger etc.), oder etwa auf dem Wege der Conjugation und Copulation von morphologisch gleichwerthigen Organismen vor sich geht. Es wird allerdings

1) Ueber die Vereinigung der Spermatozoen mit dem Ei. Pflüger's Archiv. 1885. p. 223.


Digitized by Google

hier weder möglich noch überhaupt nöthig sein, auf alle diese Erscheinungen im Einzelnen einzugehen, und es wird genügen, wenn eine Anzahl von besonders deutlichen und für unsere Zwecke geeigneten Beispielen herausgegriffen wird, um daran jene von O. Hertwig und Kölliker aufgestellten Theorien zu prüfen.

Ehe dies geschieht, wird es indessen nöthig sein, einigen Fragen von allgemeinerer Geltung näher zu treten.

Zuerst ist zu berühren, welches die morphologische Definition für den Begriff des thierischen und pflanzlichen Organismus ist, wobei wir uns etwa so auszudrücken haben: Alle Organismen sind Complexe von Zellen (und deren Derivaten) von der Zahl 1 bis ∞, wo die mittleren Glieder von 2 an fehlen. Denn es sind, um es nebenbei zu erwähnen, zweizellige Organismen z. B. noch nicht mit Sicherheit aufgefunden worden, und wenn A. Brass die polycystiden Gregarinen als etwas derartiges anzusehen scheint, indem er jeder der beiden Kammern einen Kern zuschreibt, so dürfte er doch im Irrthum sein. Seine Angaben stimmen weder mit den Erfahrungen der bedeutendsten Gregarinenforscher, Aimé Schneider in Poitiers und O. Bütschli, noch mit meinen eigenen überein.

Ferner haben wir nachzusehen, als was in morphologischer Hinsicht die Zelle zu betrachten ist. Ohne auf die älteren Definitionen Rücksicht zu nehmen, will ich daher nur daran erinnern, dass man gegenwärtig in zwei verschiedenen Meinungen auseinandergeht, indem die eine jedes differencirte Plasmaklümpchen schon als eine Zelle ansieht (Monere Häckel's), während die andere diesem Plasmakörper als nothwendiges Attribut noch einen Kern zuschreibt (Kölliker), welcher ja auch in der Mehrzahl der Fälle vorhanden ist. In der schon wiederholt genannten Schrift (p. 19) hebt Kölliker hervor, „dass die Zellenkerne die Faktoren sind, welche die Zellentheilung bedingen", wobei er jedoch zugiebt, „dass diese Annahme, auch wenn sie vielleicht von der Mehrzahl der Zoologen und Botaniker getheilt wird, doch keineswegs allgemeine Geltung sich erworben hat". Weiterhin führt Kölliker an, dass alle lebenskräftigen Zellen Kerne enthalten, und dass in allen nicht mehr wachsenden Zellen die Kerne fehlen oder verkümmert sind. Daher kommt er „zu der festen Ueberzeugung (l. c. p. 20 und 21), dass jede echte Zellentheilung von den Kernen eingeleitet wird", so dass er nicht im Geringsten ansteht, diese

Digitized by Google

Hypothese zur Grundlage seiner ganzen Betrachtung zu machen, wie sich ja auch O. Hertwig in demselben Sinne geäussert habe. Dann fährt Kölliker fort (l. c. p. 24): „Alles zusammengenommen, darf der Versuch, die Formbildung von den Leistungen der Zellenkerne abhängig zu machen, doch wohl als im Ganzen befriedigend bezeichnet werden.“ Weiterhin nimmt Kölliker auf Schmitz’ Beobachtungen Bezug, wonach es bei den Pflanzen sehr wahrscheinlich gar keine kernlosen Formen gebe (l. c. p. 30): „Bis vor Kurzem galten auch die Mycetozoen oder Schleimpilze als Organismen, die im Stadium der Plasmodienbildung keine Kerne enthalten, es sei daher noch kurz erwähnt, dass nun Schmitz (l. s. c. 21) und Strasburger (Zellb. u. Zellth. 3. Aufl. p. 79) bei höheren Formen und Zopf (Die Pilzthiere oder Schleimpilze. 1885., p. 29) bei der tiefer stehenden Leptophrys vorax (deren Amöben mehr- bis vielkernig sind) die Kerne der Plasmodien aufgefunden haben.“ Folgen wir nun den werthvollen Auseinandersetzungen Kölliker’s weiter, so finden wir (l. c. p. 34) aufgeführt, dass nach den Versuchen mit künstlicher Theilung bei Infusorien kernlose Stücke von solchen wahrscheinlich keine Lebensfähigkeit mehr besitzen (M. Nussbaum und A. Gruber), und indem Kölliker noch das Vorkommen einer „freien Kernbildung“ bestreitet, bemerkt er zum Schluss (l. c. p. 40), dass er „die sogenannten kernlosen Organismen, die Moneren und andere, absichtlich unberücksichtigt gelassen habe, da es ihm vorläufig nichts weniger als ausgemacht gelte, dass solche Formen vorkommen.“ „In gewissen Moneren Häckel’s ist der Kern bereits gefunden, und so wird die ganze Frage an der Hand der Kernfärbungsmittel einer neuen Prüfung zu unterziehen sein.“ (Anmerk.)

Sind wir soweit dem Gedankengange Kölliker’s gefolgt, so müssen wir anerkennen, dass derselbe den ihm vorschwebenden Fragen eine recht vielseitige Form gegeben hat, wenngleich es ein wenig auffallen muss, dass der Spaltpilze (Bakterien) mit keiner Silbe erwähnt wird, wo doch gerade, wie wir später sehen werden, die abweichendsten Verhältnisse obwalten. Im Gegensatz zu Kölliker geht O. Hertwig auf keinen dieser Punkte näher ein.

Ehe nun der Zellbegriff weiter erörtert werden soll, muss erst eine Verständigung über den Kernbegriff erzielt werden. Der Kern ist nach der allgemeinen Anschauung ein morphologisch

Digitized by Google

bestimmter zusammenhängender Körper, der zum beträchtlichen Theil aus einer Substanz besteht, welche unter der Bezeichnung „Nucleïn, Kernstoff(-substanz), Chromatin (chromatophile Substanz)“ etc. vor Allem zu gewissen Farbstoffen eine grosse Affinität hat. Ja neuerdings ist man durch die Erfolge der Färbemethoden so weit geführt worden, diese Affinität nicht nur als das sicherste, sondern sogar als das alleinige Kriterium für jene Kernsubstanz dahinzustellen. Mir scheint aber, dass man hierin zu weit geht; denn es giebt beispielsweise in vielen Zellen ausserhalb des Kernes Stoffe, welche sich mit zum Theil denselben Färbmitteln ebenso intensiv, ja oft noch intensiver färben lassen, ohne dass man auch nur irgendwie berechtigt wäre, diese Stoffe als Chromatin anzusprechen, welches ja nach Kölliker niemals im Zellleib selbst gefunden wird.

Für das Vorkommen solcher pseudochromatinen Stoffe kann ich einige Beispiele aus meiner Erfahrung herbeibringen. So fand ich, dass sich gewisse Epithelzellen im Darm von Mollusken mit Carmin, andere mit Hämatoxylin sehr stark imbibiren. Dass sich junge, in der Entwicklung begriffene Zellen stark mit Hämatoxylin färbten, ist schon längst bekannt. Für den Mitteldarm des Mehlwurms[1]), für die Mitteldarmdrüse der Decapoden[2]) und vieler Mollusken [3]) (z. B. Umbrella) kann ich dies bestätigen, während freilich in anderen Fällen [4]) das gerade Gegentheil statt hat. — Ferner färben sich aber auch Zellsekrete oft höchst intensiv mit Hämatoxylin, so in dem Mitteldarmepithel von Bienen und Wespenlarven[5]), ferner an gleicher Stelle bei Scyllarus[6]), wo die Färbung

1) Ueber Bau und Thätigkeit des Verdauungskanals der Larve des Terebrio molitor etc. Berliner Entomol. Zeitschr. 1882. Bd. XXVI.

2) Ueber die Mitteldarmdrüse der Decapoden. Mittheil. d. zool. Station zu Neapel. Bd. V. p. 50 ff.

3) Mikrographie der Mitteldarmdrüse der Mollusken. I. Theil. Nova Acta d. Ksl. Leop. Carol. Deutschen Akad. etc. Bd. XLVIII.

4) Ueber den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXV. p. 137 ff.

5) Einiges über den Mitteldarm der Insecten, sowie über Epithelregeneration. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXVI. 1885. p. 229 ff.

6) Ueber den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Ebenda. Bd. XXV. 1885. p. 137 ff.

Digitized by Google

im oberen Zelltheile eine so kräftige ist, dass der allerdings nur wenig Chromatin enthaltende Kern ganz hell dagegen aussieht (l. c. Taf. IX, Fig. 27). Auch feste Sekrete tingiren sich meiner Erfahrung gemäss häufig in auffallender Weise, z. B. die „Körner“ in den sog. Körnerzellen der Molluskenleber, wo sie dann mit in Folge ihrer eigenthümlichen Struktur einem Zellkern zum Verwechseln ähnlich sind. Vor allen Dingen darf auch nicht vergessen werden, dass sich gerade die Bakterien, denen ein Kern nicht zukommt, wie noch zu zeigen sein wird, mit vielen Farbstoffen in ganz ausserordentlicher Weise sättigen, was ja männiglich bekannt ist.

So hoch demnach der Werth der Färbungsmethoden auch anzuschlagen ist, zu ganz absolut sicheren Beweisen dürfen sie doch nicht verwendet werden; und wenn man auch in irgend welchem Moner eine Anzahl sich färbender Körnchen fände, so wäre damit ihre Kernnatur noch nicht über jeden Zweifel erhaben. Denn andere Kriterien müssen da zur Hülfe kommen, so die Beständigkeit in schwachen Säuren, namentlich in Essigsäure, ferner die Löslichkeit in verdünnten Alkalien, das Verhalten zu Kochsalz u. s. w. Ja, um den exaktesten Nachweis zu führen, müsste man vor allen Dingen, wo es nur irgendwie angängig erscheint, das Nucleïn als reinen Körper chemisch darstellen. Dies würde nach meiner Meinung den Ausschlag geben, wenngleich Wiesner[1]) vor nicht langer Zeit die Meinung vertreten hat, dass sich solch Nucleïn auch im Zellleibe selbst finden liesse. Bekanntlich ist dieser Körper zuerst aus Sprosspilzen (Bierhefe) chemisch dargestellt worden, ehe man hier eine Ahnung von dem Kern als morphologisch charakterisirtem Gebilde hatte, bis er dann von Schmitz aufgefunden worden ist. Die Einwände Wiesner's dürften daher nicht gerechtfertigt sein, da man doch trotz seiner Behauptung ausserhalb des Kerns noch kein Nucleïn (Chromatin) mit absoluter Sicherheit nachgewiesen hat.

Dies vorausgeschickt, wird jetzt zu einer Prüfung des von Kölliker festgehaltenen Begriffes von der Zelle zu schreiten sein.

Schon oben waren die Begriffe „Organismus“ und „Zelle“ in innigste Beziehung zu einander gesetzt worden. Sehen wir also

1) Elemente der Anatomie und Physiologie der Pflanzen von Dr. Jul. Wiesner etc. 2. Aufl. 1885. p. 14. Note p. 286.


Digitized by Google

zu, in welchem Sinne dies zu gelten hat, und beginnen wir mit den wenigstens anscheinend einfachsten Organismen, den Bakterien. A. de Bary[1]) hat sich neuerdings über dieselben wie folgt ausgesprochen: „Zellen hat man diese kleinen Körper zu nennen, weil sie wie Pflanzenzellen wachsen und sich theilen, und weil nicht minder das, was man von ihrem Bau erkennen kann, mit den entsprechenden Erscheinungen bei Pflanzenzellen übereinstimmt. Freilich erlaubt die geringe Grösse hier nicht, tiefer in die Details einzudringen. Zellkerne zu finden ist z. B. noch nicht gelungen — was übrigens auch von vielen kleinen Zellen anderer Gewächse gilt" etc. Dann fährt der Autor fort: „Man lernt eben bei fortgesetzter und successive vervollkommneter Untersuchung mit der Zeit mehr kennen", womit ausgedrückt werden soll, dass die Hoffnung auf das Vorhandensein des Kerns noch nicht aufgegeben werden dürfe. — Um vieles positiver hingegen ist die Meinung eines anderen Bakteriologen, die von W. Zopf[2]). Nach diesem ist nämlich (l. c. p. 13) der Inhalt der Spaltpilzzellen homogenes Plasma, in welchem wahrscheinlich noch Fettkörperchen eingebettet seien, aber „nach Kernen hat man in den Spaltpilzzellen bisher vergebens gesucht." Auch neuerdings hält Zopf[3]) diesen Standpunkt bei Gelegenheit einer kritischen Besprechung der Mittheilungen J. Ferran's über die Morphologie des Kommabacillus fest, indem er den wichtigen Unterschied zwischen höheren Pilzen und Spaltpilzen betont, nämlich dass erstere kernhaltig sind (Zopf l. c. p. 325).

Gewiss muss nun zugegeben werden, dass diese ganze Frage nach dem Vorhandensein eines Zellkerns in den Bakterien noch nicht endgültig abgeschlossen ist. Wenn aber de Bary meint, die Kerne seien vielleicht so klein, dass wir sie mit unseren besten optischen Hülfsmitteln nicht zur Wahrnehmung bringen können, so kann ich ihm nicht ganz beistimmen. Freilich ist es richtig, dass viele Bakterien, z. B. Kokken, so äusserst klein sind, dass ein etwa vorhandener Kern nur noch als kleinster Punkt aufblitzen könnte. Es giebt aber doch auch bedeutend grössere For-

1) Vorlesungen über Bacterien von A. de Bary, Prof. etc. Leipzig 1885.

2) Die Spaltpilze etc. von Dr. W. Zopf etc. Separatabdruck aus der Encyclopädie der Naturwissenschaft. Breslau 1883.

3) Biolog. Centralblatt. Bd. V. 1. August 1885. Nr. 11. p. 321 ff.

Digitized by Google

men, nicht nur von den vegetativen Zuständen selbst, sondern auch von den Sporen, und wenn man bedenkt, dass der Kern immer in einem gewissen Grössenverhältnisse zu seiner Zelle steht, so kann ich mich der Meinung nicht entschlagen, dass man auch hier den Zellkern sehen müsste, wenn er vorhanden wäre. Allerdings mag jene Regel keine ganz allgemein gültige sein, weshalb noch der Ausweg übrig bleibt, dass jede Bakterienzelle mehrkernig sei, und dass jedes Kernfragment der Grenze Null nahe komme. Eine solche Vermuthung, etwas anderes ist es ja nicht, entbehrt aber vor der Hand jeder Grundlage. Mit den Färbemethoden wäre eine solche Grundlage schon gar nicht mehr zu erreichen, und wäre sie das, so wäre sie sicher schon erreicht worden, da doch mehr als Einer seine Aufmerksamkeit darauf zu richten bestrebt gewesen ist. De Bary (l. c. p. 3) lässt nicht unbeachtet, dass die Bakterienzellen in Betreff der Färbbarkeit die allgemeine Nucleïnreaction geben. Niemand wird aber die Behauptung aufstellen und unterstützen wollen, dass etwa jede dieser Zellen deswegen den Werth eines Kernes habe, wogegen doch vor allen Dingen die übrigen Mikroreaktionen sprechen. So löst sich Nucleïn in schwachen Alkalien, während manche Spaltpilze dagegen oft unempfindlich sind.

Alle diese morphologischen Befunde sind nur negativer Art. Es bliebe daher noch eins übrig, nämlich auf dem gewöhnlichen chemischen Wege festzustellen, ob die Bakterien Nucleïn enthalten. Würde dies der Fall sein, so wäre wenigstens der Schluss auf das Vorhandensein von Zellkernen gerechtfertigt, welche sich der Grenzgrösse Null nähern — die oben schon erwähnten Einwände Wiesner's dabei ausser Acht gelassen. Eine solche Untersuchung würde zwar ihre Schwierigkeiten haben, dürfte aber noch im Bereich des Möglichen stehen; denn man hätte sich nur hinreichende Mengen von Material zu beschaffen, was wohl mit Hülfe geeigneter Kulturen zu erreichen wäre. Will doch Béchamp bei der Filtration genügende Mengen von Bakterien erhalten haben, um damit zu experimentiren. — Vielleicht aber würde diese Untersuchung zu vereinfachen sein. Bekannt ist, dass im Nucleïn Phosphor, wahrscheinlich als Phosphorsäure, enthalten ist (ca. 2,25 %). Mit dem Nucleïn müssten die Bakterien demnach auch diesen Körper nachweisen lassen, oder umgekehrt, bei fehlendem Phosphor dürften keine Bakterien in den Nährflüssigkeiten leben können.

Digitized by Google

Nun wird zwar allgemein nach F. Cohn's Vorgang die Nothwendigkeit des Phosphors für die Organisation der Bakterien angenommen. Neuere Untersuchungen liegen aber meines Wissens darüber nicht vor, und auch Zopf (l. c. p. 25) beruft sich nur auf C. Nägeli und Cohn, indem er sagt: „Ausser den organischen Substanzen bedürfen die Spaltpilze wie die übrigen Pflanzen zu ihrer Ernährung anorganischer Verbindungen (Mineralsubstanzen), indessen nur in geringen Mengen.“ Zu diesen Substanzen gehört vor Allem der Schwefel (Nägeli); es bleibt aber doch fraglich, ob der Phosphor auch dahin gehört, denn (Zopf l. c. p. 27) „für manche Spaltpilze ist die Auswahl von Nährstoffen eine grössere, für andere eine geringere“ (Buchner's Heupilz). Zwar wird auch behauptet, dass das Element Phosphor ebenfalls ein nothwendiger Bestandtheil des Protoplasmas (Zellsubstanz) selbst sei. Doch darf dies vorläufig nur als eine mehr willkürliche Verallgemeinerung von an anderen Stellen gewonnenen Thatsachen gelten, ohne dass eine sichere Basis hierfür vorhanden ist. Es soll nicht bezweifelt werden, dass diese Behauptung begründet sein kann. Einige Versuche aber, welche ich zur Lösung dieser Frage anstellte, zwingen mich noch beim Zweifel zu beharren. — Diese Versuche bestanden darin, festzustellen, ob in phosphorfreien Nährflüssigkeiten Spaltpilze vegetiren können. Solche Nährflüssigkeit, die strenge dieser Anforderung genügt, weiss ich kaum herzustellen; ich schlug aber zur Probe folgenden Weg ein. Es wurde aus Kuhmilch, wie an anderen Stelle mitgetheilt werden soll, ein Eiweisskörper gewonnen, dessen Lösung keine Spuren von Phosphorsäure erkennen liess. Mittels der Pepsinverdauung wurde daraus eine klare Peptonlösung hergestellt, die die gleiche Reaktion vermissen liess. Nach Neutralisation und gleichzeitigem Hinzufügen von Kalilauge und Natriumcarbonat entstand bei Zimmertemperatur nach wenigen Tagen eine sehr lebhafte Bakterienvegetation in dieser Flüssigkeit. Mit Recht wird man freilich gegen diesen ganzen Versuch einwenden können, dass diese Organismen nur Spuren von Phosphor nöthig haben werden, und dass solche Spuren in jener Flüssigkeit nicht ausgeschlossen waren. Immerhin aber habe ich mir diese Abschweifung hier erlaubt, um auf die grosse Wichtigkeit derartiger Fragen hinzuweisen.

Mag man sich nun aus diesen Auseinandersetzungen eine Meinung bilden, welche man wolle, an diesem einen Schluss wird

Digitized by Google

man festhalten können, nämlich, dass die Spaltpilze keinen morphologisch differencirten, oder, anders ausgedrückt, keinen als sichtbaren und nachweisbaren Körper ausgebildeten Zellkern besitzen, wenngleich das Vorhandensein einer dementsprechenden Substanz in irgend welcher Form und in irgend welchem Zustande immer noch zu den Möglichkeiten gehört. Damit ist aber ausgesprochen, dass nicht alle „lebenskräftigen Zellen" einen Kern zu besitzen brauchen, wie Kölliker will; ja es ist fast eine Ironie der Natur zu nennen, dass gerade die Spaltpilze zu den lebenskräftigsten Wesen gehören, die es giebt, wovon doch besonders jetzt alle Welt schreibt und spricht.

Nunmehr wird die Prüfung fortzusetzen sein, ob es noch andere derartige Zellen giebt, welche eines so beschaffenen Zellkernes entbehren. Hierbei werden gewiss alle älteren Angaben, so wie diejenigen, welche nicht von kompetenter Seite kommen, ausser Acht zu lassen sein. Zu den ersteren mögen auch diejenigen über die Moneren gehören, so lange die Einwände Kölliker's noch nicht mit den neueren Hülfsmitteln entkräftet sind; und sollten diese doch ein negatives Resultat ergeben, was recht wohl möglich ist, so bleibt vorläufig immer noch der schon für die Spaltpilze begründete Ausweg übrig, nämlich, dass eine etwa diffus vertheilte Kernsubstanz vorhanden sei. — Davon also abgesehen, werden nun mehrere unzweifelhafte Fälle namhaft zu machen sein, wo die lebenskräftigen Zellen durchaus keinen morphologisch entwickelten Kern erkennen lassen. Hierfür sprechen zunächst zwei nach meiner Ansicht nicht anzuzweifelnde Beobachtungen, und zwar die von Bobretzky[1]) und die von A. Korotneff[2]). So fand der letztere bei Gryllotalpa übereinstimmend mit A. Weismann, dass die im Inneren des Eies entstehenden Zellen der Keimhaut an die Oberfläche steigen, wo sie das Blastoderm bilden, indem sie sich mit ihren Kernen fort und fort theilen. Des Weiteren sah Korotneff, wie der Kern jeder Zelle in „einem ganzen Haufen von Bläschen mit stark licht-

1) Ueber die Bildung des Blastoderms und die Keimblätter bei den Insecten von N. Bobretzky, Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXI. 1878. p. 195 ff.

2) Die Embryologie der Gryllotalpa von Dr. A. Korotneff aus Moskau. Ebenda. Bd. XLI. Heft 4. 1885. p. 570 ff.

Digitized by Google

brechenden und sich intensiv färbenden Kernkörperchen" zerfällt, und wenn man später eine von diesen Zellen untersucht, „so überzeugen wir uns von der Richtigkeit der von Bobretzky gemachten Beobachtung, dass dieselben, einen Uebergang von den amöboiden Zellen zu den Blastodermelementen bildend, absolut kernlos sind" (l. c. p. 572). Wie aus den weiteren Darstellungen Korotneff's hervorgeht, müssen in diesen Elementen später wieder Kerne entstehen, ein Punkt, über welchen der Autor leider flüchtig hinwegeilt. Eins dürfte demnach aber feststehen, nämlich dass die Blastodermzellen ein Stadium durchlaufen, in welchem sie eines geformten Kernes entbehren, womit aber nicht behauptet wird, dass die Substanz desselben fehle. Ob diese zu Grunde geht, um sich wieder neu zu bilden, ob sie in Lösung geht, oder ob sie in Form kleinster Körperchen in der Zelle vertheilt ist, darüber geben uns die Mittheilungen Korotneff's keine weitere Auskunft. Es möge hier aber eine Bemerkung C. Emery's eingeschaltet werden, welche dieser gelegentlich eines Referates[1]) über diese schönen Untersuchungen Korotneff's und über die B. Grassi's[2]) macht. — „Merkwürdig ist", sagt Emery, „dass in beiden Formen, vor der Bildung des Blastoderms, ein Stadium beobachtet wurde, in welchem die amöboiden Embryonalzellen keinen deutlichen Kern zu besitzen scheinen. Mit diesem Befunde könnte das kürzlich von A. Sommer bei einer Poduride beschriebene Verhältniss verbunden werden; hier soll das fertige Ei vollkommen kernlos sein. Ob es sich in allen diesen Fällen um wirkliche Kernlosigkeit handelt oder um diffuse Kernformen, wie solche von Gruber bei Protozoen entdeckt worden sind, dürfte noch untersucht werden, und wäre in Bezug auf die neueren Anschauungen Weismann's und Anderer über Vererbung nicht ohne Interesse."

Leider war der grösste Theil meines Aufsatzes schon niedergeschrieben, als ich durch jene Bemerkung auf den Passus in

---

1) Entwicklungsgeschichte der Maulwurfsgrille und der Biene von C. Emery. Biolog. Centralblatt Nr. 22 vom 15. Januar 1886. p. 689.

2) Studii sugli Artropodi. Intorno allo sviluppo delle Api nell' uovo. Atti dell' Acad. Gioenia etc. in Catania. Ser. 2. vol. XVIII. p. 78. 1885. p. 145 ff.

Digitized by Google

A. Sommer's Arbeit[1]) aufmerksam gemacht wurde (l. c. p. 708 ff.) Dieser scheint mir wichtig genug zu sein, um hier noch einmal hervorgehoben zu werden, obgleich er besser in den vorhergehenden Abschnitt hineingehört. „Wenn ich zum Schluss", derartig drückt sich A. Sommer aus, „die soeben geschilderten Verhältnisse nochmals kurz rekapitulire, so entsteht das Ei aus einem Aggregat von anfänglich gleichgestalteten Zellen. Dieselben nehmen ihren Ursprung aus einem Keimlager und bilden das Ei durch Vereinigung und Bildung von Dottersubstanz. Ein Keimbläschen ist nicht vorhanden[2]). — So auffallend diese Erscheinung bei dem heutigen Stande der Lehre von der Eibildung auch erscheint, so ist dieselbe doch nicht ohne eine Analogie, wenn man die darauf einschlägige Litteratur prüft." — In der That wird man die Angaben A. Sommer's als glaubwürdig hinnehmen müssen, wobei man sich freilich klar sein muss, dass der Autor eigentlich nur einen morphologischen Kern (Keimbläschen) in Abrede stellt. Es ist auch höchst merkwürdig, dass von Anfang an ein solches Gebilde fehlt. Denn Sommer lässt innerhalb eines sich aus „Zellreihen" bildenden „Zellknäuels", wo jede Zelle allerdings einen grossen bläschenförmigen Kern besitzt, eine „Substanz" durch Anhäufung entstehen, die nun ihrerseits einen Kern nicht erkennen lässt. Diese Substanz, später von Dotterballen erfüllt, wird zur Eizelle, denn mit grosser Bestimmtheit behauptet Sommer, „dass diese Gebilde aber Eier sind, ist mir dadurch belegt, dass ich die Entwicklung derselben zu jungen Thieren verfolgt habe" (l. c. p. 709). Bemerkenswerth ist es aber, dass sich bei dem Anhäufen jener Substanz die Kernsubstanz in den Zellen des Knäuels verändert. — Obgleich nun der Autor die Entwicklung weiter verfolgt hat, so hat er doch leider nicht nachgesehen, ob etwa später, d. h. vor oder während oder nach der Befruchtung ein Keimbläschen, ein Eikern oder dergl. auftrete, was doch im Hinblick auf O. Hertwig's Theorien von grösster, ja von entscheidender Wichtigkeit wäre. Dieser Punkt bleibt also

---

1) Ueber Macrotoma plumbea. Beitrag zur Anatomie der Poduriden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XLI. Heft 4. 1885. p. 681 ff.

2) Dieser Satz ist im Original nicht wie hier durch gesperrte Lettern hervorgehoben. Auch in anderen Citaten bin ich, um es mit einem Male zu erledigen, dergestalt vom Original abgewichen.


Digitized by Google

noch dunkel. — Bei dem oben erwähnten Ausspruch von der „einschlägigen Litteratur“ hat der Autor vielleicht auch an B. Ulianin's [1]) Befunde gedacht, welche ja ebenso überraschend waren. Diese sind weder von Hertwig noch von Kölliker gewürdigt worden, so dass ihre Anführung noch erheischt wird. Ulianin äusserte sich über die Eier gewisser Amphipoden wie folgt (l. c. p. 443): „Wegen der vollkommenen Undurchsichtigkeit der Orchestia-Eier kann man an lebendigen Eiern kein Keimbläschen unterscheiden; nichts, was an ein Keimbläschen erinnert, konnte ich an zerquetschten Eiern, so wie an Schnitten auffinden. Trotzdem glaube ich nicht, dass das Keimbläschen fehlt; vielmehr bin ich geneigt anzunehmen, dass es, ähnlich wie in Eiern anderer Thiere, einer ganzen Reihe von Veränderungen unterworfen ist, die es nur äusserst schwer unterscheidbar machen.“ Wie richtig jene Beobachtung sein musste, sieht man schon aus einigen späteren Sätzen in derselben Arbeit, denn dort heisst es: „An Querschnitten, die aus solchen zweigetheilten Eiern angefertigt wurden und in denen ich auch kein Keimbläschen auffinden konnte“ etc. [2]).

Es darf nicht ganz unbeachtet gelassen werden, dass sich die Beobachtungen Sommer's und Ulianin's in gewissem Sinne ergänzen, da der Erstere das Ei vor, der Letztere hingegen nach der Ablage, ja sogar nach der Befruchtung untersuchte, woher es immer noch möglich bleibt, dass auch bei jener Poduride das Keimbläschen resp. dessen Produkt, noch in den weiteren Stadien fehle. Es ist mir auch aufgefallen, dass A. Korotneff in seiner

---

1) Zur Entwicklungsgeschichte der Amphipoden von B. Ulianin in Moskau. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXV. Heft 3. 22. April 1881. p. 440 ff.

2) Es verdient beachtet zu werden, dass auch B. Grassi (l. c.) in den frisch gelegten Eiern der Biene, aus denen Arbeiterinnen hervorgingen, keinen Kern, sondern nur zwei Dotterkörper (p. 150), später deren vier, immer ohne deutlichen Kern, fand. Diese „corpuscoli“ hält er nicht für männliche und weibliche Vorkerne, vielmehr für die Vorläufer von etwa 20 amöboiden Zellen (cellule semoventi) mit sehr deutlichem Kern, aus welchen dann wahrscheinlich, wie ja auch Korotneff will, die Blastodermelemente hervorgehen. — Karyokinetische Figuren hat der Autor übrigens weder in ihnen, noch überhaupt bei der Entwicklung der Keimblätter und Anlage (accenno) der Organe gesehen (l. c. p. 191).

Digitized by Google

eben schon citirten Arbeit gar nicht des Keimbläschen's gedenkt; denn er beschreibt das Ei von Gryllotalpa nur aus einer „gemeinsamen Dottermasse bestehend etc.“ Ein wenig später, als er von der Bildung der im Eiinnern entstehenden Blastodermelemente spricht, sagt er auch nur, er habe nicht beobachten können, dass diese ersten Zellen direkt aus dem Keimbläschen entstehen. Indessen bezweifelt er die „Möglichkeit“ nicht, womit also irgend welche Sicherheit auch nicht im entferntesten ausgedrückt ist. Die Eibildung der Insekten ist uns noch durchaus dunkel, wie die so weit von einander abweichenden Angaben Sommer's, Ludw. Will's, Korschelts' und v. Wielowiejski's beweisen; das Eine können wir aber als sicher annehmen, dass es Fälle gibt, wo in der Eizelle wenigstens zu gewissen Zeiten ein Kern als morphologisches Gebilde nicht vorhanden ist. Ob es sich hier, wie Emery will, etwa um „diffuse Kernformen“ handelt, soll später noch besprochen werden. Es mag dies aber sein, wie es will, wunderbar ist und bleibt es.

Nachdem dies festgestellt worden ist, nachdem überhaupt gezeigt worden, dass es in mehrfacher Hinsicht lebenskräftige Zellen ohne Zellkern giebt, werden wir nunmehr zu unserem Thema zurückzukehren haben und uns der Frage nach dem Wesen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zuwenden.

Auch hier ist mit den Bacterien zu beginnen. Wie bekannt, vermehren sich diese für gewöhnlich auf dem Wege der einfachen Theilung, wobei ausserdem noch eine ebenfalls ungeschlechtliche Vermehrung durch Sporen vorkommt. Lassen wir diese letztere, welche nur wenig complicirter ist, ausser Acht, erinnern wir uns dann daran, dass jedes Spaltpilzindividuum einer Zelle gleichwerthig ist; und erinnern wir uns ferner daran, dass ein echter Zellkern diesen Zellen fehlt, so bleibt nur die Annahme als einzig möglich übrig, dass hier nicht nur eine Zelltheilung ohne Gegenwart eines solchen Kernes, sondern dass auch eine Fortpflanzung sich unter den gleichen Bedingungen vollzieht. Unter diesen Umständen kann es nun belanglos bleiben, ob die Moneren [1]), die Kölliker heranzieht, kernhaltig

1) Es muss gegen Kölliker hervorgehoben werden, dass auch neuerdings von einem der besten Protozoenkenner, von A. Gruber, eine Anzahl

Digitized by Google

seien oder nicht, denn hier haben wir ja einen ganz schlagenden Fall, der für unsere Zwecke genügen könnte. Erscheint es daher als unnütz, noch auf andere, ähnliche Fälle des Näheren einzugehen, so ist es doch vielleicht nicht ungehörig zu zeigen, dass ähnliche Vorgänge auch bei Thieren von etwas höherer Ordnung anzutreffen sind. Selbstverständlich wird man hier gleichfalls auf alle älteren Angaben, welche vor der Epoche der exakten Kernnachweise gemacht sind, kein grosses Gewicht legen dürfen. Man wird ferner im Auge behalten müssen, dass es sich immer nur um das Fehlen eines körperlichen Kerns im morphologischen Sinne, nicht aber um das Fehlen seiner Substanz im physiologisch-chemischen Sinne handelt, was deswegen zu betonen ist, weil wir damit auf ganz neue Gesichtspunkte stossen werden, für deren Grundlage Belege anzuführen sein werden, die zum Theil auf den eigenen Erfahrungen des Verfassers beruhen.

Die Gregarinen, um diese handelt es sich jetzt, sind, wie bekannt, einzellige, kernhaltige Organismen, deren Entwicklung und Vermehrung noch nicht ganz klar gestellt ist, die aber oft eine sehr complicirte sein dürfte, wie die trefflichen Untersuchungen O. Bütschli's und Aimé Schneider's gezeigt haben. Diese Gregarinen encystiren sich und bilden in den meisten der bis jetzt bekannten Fälle Sporen, in denen die eigentlichen Keime entstehen, welche gleichfalls kernhaltig sind. Nun hatte schon vor vielen Jahren Van Beneden bei der Entwicklung seiner Gregarina gigantea gesehen, dass der Kern nach der Encystirung undeutlich werde und verblasse, eine Angabe, welche nur wenig Beachtung gefunden hat, zumal sie ja aus einer in dieser Hinsicht noch kritikloseren Zeit stammte. Neuerdings[1]) aber habe ich an einem ähnlichen Objekte etwas ganz Uebereinstimmendes konstatiren können, nämlich bei der Aggregata Portunidarum. Diese besteht, wie ich das schon etwas ausführlicher angegeben hatte, aus Ketten von drei oder vier Individuen, welche sich schliesslich behufs

---

von kernlosen Formen aufgefunden worden ist. (Die Protozoen des Hafens von Genua; Nova Acta d. Ksl. Leop. Carol. Deutsch. Akad. etc. Bd. XLVI. N. 4. p. 475 ff.) Dahin gehören: Pratamoeba vorax, Craterina mollis, Gromia dubia etc.

1) Ueber einige in Seethieren lebende Gregarinen. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXIV. p. 546 ff.



der Encystirung enge zusammenrollen. Wenn sich dann im weiteren Verlaufe innerhalb der Cysten jene Keime bilden, welche ich den „sichelförmigen" der Autoren verglichen habe (l. c. p. 563), so werden die drei resp. vier Zellkerne immer undeutlicher, trüber und matter aussehend (cfr. l. c. Taf. XXVI. Fig. 30, 31 und 32), worauf sie in allen späteren Stadien nicht mehr aufzufinden sind. In den herausgepressten Sicheln hingegen erkennt man bei genügend starker Vergrösserung nahe dem einen Ende einen kugeligen, stärker glänzenden Körper, welcher wahrscheinlich wohl als der Kern dieser Sichelzelle anzusehen ist, wenngleich dies deswegen nicht mit voller Sicherheit behauptet werden soll, als ich hierbei leider die Farbstoffreaktionen verabsäumt hatte. Auch habe ich damals unglücklicherweise diesem ganzen Vorgang kein besonderes Gewicht beigemessen, da mir seine weittragende Bedeutung entging. Bald nach jener Publikation jedoch hatte ich Gelegenheit noch einmal darauf zurückzukommen, als es sich nämlich um das Auftreten direkter Kerntheilungen an einer anderen Stelle handelte[1]). Dort äusserte ich mich über die Möglichkeit einer „freien Zellbildung" etwa folgendermassen (l. c. p. 241 ff.): „Eine freie Zellbildung aber ohne morphologisch sichtbare Zell- und Kerntheilung mit Benutzung schon vorhandenen Zell- und Kernmateriales wird nicht abzustreiten sein. Für Gregarinen ist dieselbe z. B. schon von Van Beneden behauptet worden, und auch ich möchte eine solche bei einer Gregarine, der Aggregata Portunidarum, für wahrscheinlich halten."

Trotzdem ich nun glaube, an meiner oben gegebenen Darstellung festhalten zu können, so werden mir doch mehrere Einwände zu machen sein. Erstens nämlich habe auch ich, wie gesagt, keine Färbemittel angewendet, zweitens keine Schnittpräparate angefertigt. Wenn man aber einen Blick auf die schon erwähnten Abbildungen wirft, so wird man sich wohl doch meiner Ansicht anschliessen können, dass dort weder eine direkte noch eine indirekte Kerntheilung im Sinne W. Flemming's vorliege. Denn man denke sich eine Kugel, die Cyste nämlich, dicht erfüllt von zahllosen gedrängt liegenden Körnchen und jenen drei

1) Mikrographie der Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken. I. Theil etc. Nova Acta d. Ksl. Leop. Carol. Deutsch. Akad. etc. Bd. XLVIII. Nr. 2. p. 85 ff.

Digitized by Google

oder vier Zellkernen, die in ziemlich gleichweiten Abständen von einander sich befinden und auch so in dieser Lage bleiben, ohne dass eine Vereinigung statthätte, was ich hier noch hinzufügen möchte. Nun entstehen unter gleichzeitigem Verbrauch jener Körnchen und gleichmässig durch die ganze Cystenmasse hindurch jene Keime, von denen jeder ein Kügelchen enthält, das für einen Zellkern zu nehmen man berechtigt ist. Denn wenn dies wirklich nicht ein solcher Kern wäre, so müsste derselbe doch später in genanntem Keime erst auftreten, da die später daraus hervorgehende Gregarine ja selbstverständlich mit einem Kern versehen ist. Dann aber müsste sich hier sogar eine freie Kernbildung abspielen, wodurch diese Frage nur noch verwickelter und ungünstiger werden würde. Bleiben wir also dabei, dass jenes Gebilde in dem Keim schon ein echter Zellkern sei, so sehen wir denselben von ausserordentlicher Kleinheit, denn erst bei starken Vergrösserungen ist er wahrzunehmen, während der eigentliche Gregarinenkern von relativ beträchtlicher Grösse ist. Wie soll sich dieser nun nach bestimmten morphologischen Gesetzen getheilt haben, etwa auf dem Wege der Karyokinese? Niemals lässt sich in ihm ein chromatisches Netzwerk erkennen, denn er umschliesst eine anscheinend homogene Masse, in welche mehrere glänzende Kernkörperchen (Nucleolen) eingelagert sind. Auch Halbirungen oder dergl. sind zu vermissen. Ja es müsste hier eine mehr als tausendmalige Kerntheilung eintreten, wenn jeder der so zahlreichen Keime seinen Kern erhalten soll. Ich bin der bestimmten Ansicht, dass ich von etwaigen Formveränderungen etwas gesehen hätte, zumal dieser Gregarinenkern gar nicht allzu klein ist. Mit einer gewöhnlichen Kerntheilung wäre ferner der ganze Vorgang bei weitem noch nicht abgeschlossen gewesen. Da nämlich die Keime innerhalb der Cyste gleichmässig angeordnet sind, das Kernmaterial hingegen nur an drei oder vier Punkten angehäuft ist, so hätte nach geschehener Kerntheilung eine Wanderung, ein Zerstreuen von grösseren oder kleineren Kernfragmenten stattfinden müssen. Doch auch davon waren nicht einmal Spuren zu entdecken.

Ehe nun zu einer Erklärung dieser Vorgänge zu schreiten ist, werden auch noch andere einschlägige Untersuchungen über Gregarinen und über deren Fortpflanzung zu berücksichtigen sein. Etwas später als meine Arbeit erschien eine rein entwicklungs-

Digitized by Google

geschichtliche von Georg Ruschhaupt[1]). In eingehenderer Weise verfolgt dieser Verfasser die Bildung der Sporoblasten, wobei er auch einiger Veränderungen des Gregarinenkerns gedenkt. „Der Kern", so belegt er seine Resultate (p. 726 l. c.), „den ich zu Anfang meiner Beobachtung möglichst deutlich und genau gezeichnet hatte, schien mir zum Schluss nicht mehr der Zeichnung zu entsprechen, sondern vacuolöser geworden zu sein." — Diese wichtige Erscheinung wird leider nur beiläufig, ohne Kritik und ohne Berücksichtigung namentlich der Aeusserungen Bütschli's berührt, und so hat sich auch Ruschhaupt — gerade wie ich selbst — die Einzelheiten eines Vorganges von ausserordentlicher Wichtigkeit entgehen lassen. Wie dem aber sei, schon mehrere Seiten später stösst der Autor auf andere Dinge, die hier nicht zu übergehen sind, wenngleich man sich gestehen muss, dass die Angaben Ruschhaupt's in manchen Punkten nicht ganz scharf sind und der Sicherheit entbehren, was uns besonders bei der Besprechung der Untersuchungen O. Bütschli's klar werden wird. Indem Ruschhaupt nämlich zu der Bedeutung der Sporen, der Sichelkörper u. s. w. übergeht, achtet er auch auf das Vorhandensein eines Kernes (l. c. p. 733): „Ausserdem zeigte sich bei manchen Sporen mit grossen, runden nucléus de relicat sogar ohne Färbemittel häufig auf den ersten Blick ein sehr schöner deutlicher Kern in demselben, während die Sichelkörper keine Spur von Kern erkennen liessen (vgl. Fig. 30e—k)." Daraus muss also, worauf ich aufmerksam mache, wenn man diese Abbildungen mit einander vergleicht, hervorgehen, dass sich jener „deutliche Kern" erst gebildet hat, nachdem die Spore schon ihre dicke Schale erhalten. Denn vorher war ein solcher Kern noch nicht zu entdecken gewesen. Wenig später, wo es sich um die „Ausbildung des Sporenkeimlings aus der Keimanlage" handelt (l. c. p. 734), lesen wir nun Weiteres über den Kern jener Sporen. „An verschiedenen Präparaten," sagt Ruschhaupt, „die solche Sporen enthielten, wurden Färbungsversuche angestellt. Allgemein aber reagirten die Sporen in diesem Zustande auf Hämatoxylin, Boraxkarmin und essigsaures Karmin sozusagen gar nicht, jeden-

1) Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der monocystiden Gregarinen aus dem Testiculus des Lumbricus agricola. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft etc. Bd. XVIII. (N. F. Bd. XI.) Heft 4. 1885. p. 713 ff.

Digitized by Google

falls in Folge der Widerstandsfähigkeit der Schale, dagegen auf Alaunkarmin besser. Denn dort, wo dasselbe eingedrungen war, zeigte sich eine eigenthümliche Kernfärbung, insofern als einige Körnchen je nach der Grösse der Keimanlage bald 3, bald 2, zuweilen auch nur eins durch intensiv rothe Färbung ihre Kernnatur verriethen. Während aber hier die Keimanlage noch keine bestimmte Grenze und Form zeigt, und der Kern durch einzelne nahe bei einander gelegene Körnchen angedeutet wird, tritt er dort schon ganz deutlich als kugeliges Gebilde auf, wo die Keimanlage ebenfalls schon eine kugelige Form angenommen hat und sich immer deutlicher gegen die andere Sporenmasse absetzt (vgl. Fig. 30e und f). Somit hätten wir jetzt den Sporenkeimling als fertige, begrenzte, rundliche Zelle mit Kern und Protoplasma vor uns."

Diese letzteren Angaben Ruschhaupt's, welche sich mit den Sporen und mit der Bildung eines Kerns in denselben befassen, stehen nun zwar im schärfsten Gegensatze zu den früheren Beobachtungen Aimé Schneider's und O. Bütschli's[1]), welche wollen, dass in den Sporen erst die sichelförmigen Keime entstehen, von denen jeder einen Kern nachweisen lasse. Leider kann hier an dieser Stelle nicht an ein Abwägen der beiderseitigen Ansichten gegangen werden, doch sei bemerkt, dass die Einwürfe Ruschhaupt's gegen den Kernnachweis jener beiden anderen Autoren nicht stichhaltig genannt werden können, und es wird doch zweckmässig sein, wenigstens die Angaben Bütschli's kurz anzuführen. In den jugendlichen Pseudonavicellen von Clepsidrina hat derselbe, wie er sagt, einen Zellkern sicher konstatiren können, und zwar auch mittelst Essigsäure oder Alaunkarmin, so dass über seine Kernnatur nicht wohl ein Zweifel bestehen kann (l. c. p. 390). Indem nun Bütschli darauf hinweist, wie wichtig ja das Verhalten der Zellkerne bei der Kopulation u. s. w. sei, und indem er „die allgemeine Annahme, dass die Kerne der sich encystirenden und kopulirenden Gregarinen nach einiger Zeit durch Auflösung zu Grunde gingen", als noch nicht durch die „so wesentlich vermehrten Hilfsmittel der modernen Technik" unterstützt erachtet, führt er einige eigene Beobachtungen an. Er hat sich

1) Kleine Beiträge zur Kenntniss der Gregarinen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXV. Heft 3. 1881. p. 384 ff.


Digitized by Google

überzeugt, dass zwar in den beiden Individuen einer sehr jugendlichen Cyste die Kerne noch vorhanden waren, „dass dieselben sich jedoch gegenüber denen der nicht encystirten Thiere sehr wesentlich verändert zeigten. Sie schienen an Grösse beträchtlich abgenommen zu haben, besassen eine sehr zarte Kernhülle und einen fein granulirten Inhalt. Von den so ansehnlichen Nucleoli der gewöhnlichen Kerne war gar nichts mehr vorhanden [1]). Bei Weitem interessanter jedoch gestaltete sich das Verhalten einer etwas weiter entwickelten Cyste etc. Hier fand sich nämlich in dem peripherischen Protoplasma des Cysteninhalts eine sehr grosse Anzahl kleiner Kerne vor, die sich durch die Färbung mit Alaunkarmin recht deutlich nachweisen liessen.... Es schien mir nun kaum fraglich zu sein, dass die Kerne der Pseudonavicellen ihre Entstehung von jenen peripherischen Kernen nehmen etc. Fraglich muss dagegen bis jetzt die Herleitung jener zahlreichen peripherischen Kerne erscheinen: ob dieselben nämlich im Cysteninhalt neu gebildet werden, oder, wie dies nach den Erfahrungen der neueren Zeit beim Weitem wahrscheinlicher ist, sich von den ursprünglichen Kernen der beiden kopulirten Thiere herleiten.“ Soweit Bütschli's Worte, zu deren Kommentar ich nur noch hinzufügen möchte, dass auch ich das Letztere für wahrscheinlicher halte, wenngleich jener Autor sich über die Art und Weise eines damit verbundenen Vorgangs leider nicht ausspricht, nach meiner Vermuthung aber an irgend einen morphologischen Theilungsmodus denkt. Dahingegen bin ich aber der Ansicht, dass sich hier dasselbe wie bei der Aggregata Portunidarum ereignen wird, worüber schon oben das Nähere gesagt worden ist.

Ehe wir diese Arbeit Bütschli's verlassen, bleibt es noch übrig, seiner Beobachtungen über die Pseudonavicellen der Monocysten von Lumbricus terrestris kurz zu gedenken (l. c. p. 403), in welchen Gebilden er wie Aimé Schneider und jetzt auch Ruschhaupt einen Kern findet. Im Gegensatz zu Letzterem aber möchte er Schneider's Ansicht von der späteren Entstehung der sichelförmigen Körperchen beistimmen, wie er auch die „ganz

1) Wie man sieht, stimmen diese Beobachtungen mit den von mir bei Aggregata Portunidarum gemachten völlig überein.


Digitized by Google

sichere Beobachtung eines Nucleus in jedem der sichelförmigen Körperchen" betont.

Sehen wir also von dieser für unsere Zwecke gar nicht so wesentlichen Kontroverse ab, so bleibt doch die Thatsache bestehen, dass weder Bütschli noch Ruschhaupt bei der Fortpflanzung und Entwicklung jemals eine „echte" Kerntheilung gesehen hat, ja dass man aus diesen sowie aus meinen eigenen Beobachtungen einen ganz anderen Schluss ziehen kann. Denn alle diese Vorgänge wird man etwa folgendermaassen deuten können: „Es verliert bei der Umwandlung des Gregarineninhalts der ehemalige Zellkern seine morphologische Bedeutung und Einheit, indem seine Substanz fein zertheilt wird und nach bestimmten Gesetzen an diejenigen Orte innerhalb der Cyste wandert, wo die Sporen, Keime oder dergl. ihre Entstehung zu nehmen haben. — Hiermit lässt sich die Meinung Bütschli's durchaus vereinigen, dass die Keime ihre Kerne von der Kernmuttersubstanz herleiten. In gewissem Sinne aber haben wir hier, wie ich es schon einmal ausgesprochen habe, eine freie Kernbildung vor uns. Diese fasse ich nur im morphologischen Sinne als eine solche auf, denn sie ist in dieser Hinsicht nicht chemischer Natur, und im chemisch-physikalischen Sinne halte ich auch sie für eine Kerntheilung.

Allerdings werde ich mit diesem Satze auf vielfachen Widerstand stossen, und schon jetzt lassen sich, wie wir sogleich sehen werden, die Aussprüche Nägeli's und O. Hertwig's nicht im Entferntesten damit in Einklang bringen. Dennoch scheint bereits Pflüger an etwas Aehnliches gedacht zu haben, indem er voraussetzte, dass wenigstens in gewissen Perioden ein flüssiger Aggregatzustand der zeugenden Stoffe, also „werdender Urstoff" vorhanden sei. Mag nun auch für jenen speziellen Fall Pflüger nicht völlig im Rechte sein, was wir wohl nach den so äusserst sorgfältigen Untersuchungen O. Hertwig's anzunehmen gezwungen sind, mag nun auch seine Ausdrucksweise etwas auf die Spitze getrieben sein, unter gewissen Umständen wird man darin doch etwas Wahres erblicken müssen.

Wenn wir uns nun fragen, welches die gegentheiligen, eben genannten Aussprüche sind, so werden wir uns hier eine neue Abschweifung erlauben müssen, die aber deswegen nicht zu umgehen ist, weil sie die grösste theoretische Bedeutung hat.

Digitized by Google

Wie zunächst Hertwig citirt, hebt auch Hensen hervor, dass die Materie bei der Befruchtung in bestimmter Form wirke. Folgen wir nun dem Gange Hertwig's weiter, so finden wir daraufhingezeigt, wie es ferner Nägeli als „eine physiologische Unmöglichkeit" erscheint, dass eine Befruchtung durch eindringende gelöste Stoffe erfolgen könne (Hertwig l. c. p. 292). „Solche können nur zur Ernährung dienen, aber nicht Eigenschaften übertragen." Dieser Satz wird nun in den darauffolgenden Auseinandersetzungen Hertwig's begründet und weiter ausgeführt. Er ist mit Nägeli der Meinung, dass die Vererbung specifischer Eigenschaften bei der geschlechtlichen Fortpflanzung nur durch feste (unlösliche), nicht durch gelöste Stoffe übertragen werde. Diesen aus bestimmt angeordneten kleinsten festen Theilchen oder Micellen bestehenden Stoff hatte Nägeli wie bekannt als Idioplasma bezeichnet. Darüber hatte sich derselbe, was auch Hertwig citirt, noch genauer wie folgt, ausgesprochen: „Wenn die Anordnung der Micellen die specifischen Eigenschaften des Idioplasma begründet, so muss das letztere eine ziemlich feste Substanz darstellen, in welcher die Micellen durch die in dem lebenden Organismus wirksamen Kräfte keine Verschiebung erfahren und in welcher der feste Zusammenhang bei der Vermehrung durch Einlagerung neuer Micellen die bestimmte Anordnung zu sichern vermag." (Näg. l. c. p. 27.) — Sehen wir nun weiterhin, dass Hertwig seine Lehre von der Befruchtung durch geformte Kernbestandtheile, wie sie bei Toxopneustes lividus statthabe, betont, so werden wir ihm ja für einen so bestimmten Fall Recht geben müssen, um so mehr, als ganz ähnliche Beobachtungen von vielen Anderen, so von Van Beneden, Eberth, Flemming, Nussbaum, Selenka und Strasburger gemacht worden sind. Gewiss wird man auch nichts mehr gegen die folgenden Sätze Hertwig's einwenden können (l. c. p. 300): „Somit ist in der Eizelle die Continuität der Kerngenerationen niemals unterbrochen. Es finden Kernumbildungen, aber keine Kernneubildungen statt." Wenn der Autor darauf mit W. Flemming ausruft: „Omnis nucleus e nucleo," so wendet er, wie vielleicht auch Flemming, diesen Satz nur einseitig, mithin auch falsch an, da darin ebensowenig, wie in dem Satze R. Virchow's „Omnis cellula e cellula" unbedingt ausgedrückt ist, dass der eine Kern das morphologische Derivat des andern sein müsse.

Digitized by Google

Von weiteren Aussprüchen Hertwigs's verdient ferner der folgende an dieser Stelle hervorgehoben zu werden, in welchem die Begriffe „Kernauflösung" und „Kernumbildung" auseinandergesetzt werden: „Von einer Kernauflösung würde ich nur dann sprechen (l. c. p. 300), wenn sämmtliche organisirten festen Theile, wie Membran, Kerngerüst und Nucleolen entweder verflüssigt oder in kleine Partikelchen getrennt und im Protoplasma diffus vertheilt würden, ohne noch weiterhin Beziehungen untereinander zu unterhalten, so dass sie, vielleicht auch chemisch verändert, nicht wieder sich zu einem neuen Körper vereinigen können." — Trotzdem nun, wie man sieht, diese ganze Definition mit grosser Vorsicht und mit mehreren Einschränkungen aufgestellt ist, trotzdem aus diesem wie aus anderen Sätzen jenes Autors hervorgeht, dass er sich zu dem Glauben an eine derartige „Kernauflösung" nicht wohl verstehen will, — z. B. führt er an, dass bei der Reifung des Eies nur „gewisse Kernbestandtheile solchen Auflösungsprocessen unterliegen", — so müssen wir doch betonen, dass diese Kernauflösung, welche genau jener Definition entspricht, de facto stattfindet, nämlich, wie wir oben gesehen haben, bei den Gregarinen. Denn bei diesen muss man ja wenigstens annehmen, dass die Kerne „in kleine Partikelchen getrennt", dass sie „diffus vertheilt" werden (Aggregata) und dass sie sich nicht wieder zu „einem neuen Kern vereinigen," sondern getrennt bleiben, so dass jedes „Partikelchen" einen neuen Kern repräsentirt. Wenn demnach O. H. auf der nächsten Seite (l. c. p. 301) ausruft: „In der Entwicklung einer Organismenkette finden keine Urzeugungen statt, nirgends wird sie durch desorganisirte Zustände unterbrochen", so muss man ihm gewiss in diesem Punkte Recht geben. Wir dürfen aber, und hierauf kommt es ganz besonders an, nicht mit ihm annehmen, dass man hier die Ausdrücke „desorganisirt" und „gelöst" als übereinstimmende zu betrachten habe.

Mir scheint, dass in dieser Hinsicht sich eine gewisse Unklarheit in der Litteratur geltend macht. Von anderen Autoren hat von Kölliker dieses Gebiet kaum berührt; denn er meint nur (l. c. p. 21), dass das Idioplasma der zeugenden Kerne offenbar an eine chemisch und morphologisch-typische Substanz gebunden sei, die nie im Zellinhalte gefunden werde. — Es wird daher nicht unnütz sein, wenn wir auf die Ansichten über die Substanz des Zellkernes noch näher eingehen.

Digitized by Google

Während man in früheren Zeiten von dem Zellkerne nur annahm, dass er ein oft noch ein „Kernkörperchen“ enthaltendes „Bläschen“ sei, sind bekanntlich die Meinungen hierüber in den letzten 10 Jahren total geändert worden, indem man jetzt als das Wesentliche des Kernes eine schon morphologisch wohl charakterisirte Substanz auffasst, das Uebrige zumeist aber als etwas Nebensächliches bei Seite legt. Die erstere Substanz nennt man, sozusagen fast ad libitum, Kernsubstanz, Kernstoff, Chromatin, chromatophile Substanz, Nucleïn etc. Wenn man nun, wie es ja oft geschieht, dies Alles für ein und dasselbe ansieht, so scheint mir, dass man darin einen Fehler begehe. Wie bekannt, ist das Nucleïn zuerst von F. Hoppe-Seyler, Miescher u. A. als ein chemischer Körper isolirt und dargestellt worden, wozu noch zu bemerken ist, dass späterhin die Ansicht vertheidigt wurde, man habe es hier mit verschiedenen chemischen Körpern zu schaffen. E. Zacharias hat diese Substanz weiter und schärfer chakterisirt, und da sie, wie leicht nachzuweisen, von den Zellkernen der untersuchten Gewebe herrührt, so hat man sie einfach mit den Bestandtheilen dieser Kerne identificirt. Die eigentliche Kernsubstanz der lebenden Zelle ist aber doch etwas völlig Verschiedenes, und Nägeli und Hertwig betonen mit Recht, es sei eine organisirte Materie, oder mit anderen Worten eine solche von „sehr complicirter Molecularstructur.“ Das Nucleïn hingegen, jener einfachere chemische Körper, wie er sich im Reagensglase findet, ist das nicht mehr; er ist also etwas ganz Anderes, wie ja auch „Eiweiss“ und „Protoplasma“ ganz verschiedene Dinge sind. Dies sollte man demnach mehr auseinanderhalten; man sollte etwa so sagen: Die Kernsubstanz ist derjenige Bestandtheil des lebenden und aktionsfähigen Zellkernes, welche sich, wahrscheinlich meist erst beim Absterben d. h. bei chemischer Veränderung stark tingirt. In diesem Zustande nennen wir sie Chromatin oder chromophile Substanz, und nach jenem Absterben wird sie dann zu dem Nucleïn selbst oder sie enthält dieses oder sie bildet es erst.

Hier, in unserem Falle, kann es sich so recht eigentlich nur um jene lebensfähige Kernsubstanz handeln. Diese ist freilich an und für sich oft schwer mit Sicherheit zu erkennen, wird dies aber durch ihre beim Absterben entstehenden Producte. Welches können nun die physikalischen Eigenschaften der Kernsubstanz sein?

Digitized by Google

Nägeli hält es für unmöglich, dass eine solche Substanz in gelöster Form befruchtend wirke. Sie müsse fest sein, doch begnügt sich jener Autor an einer anderen Stelle schon damit, dass sie „ziemlich fest" sei. Dies ist eine Hypothese. Denn wir können nach meiner Ansicht gar nicht wissen, ob die lebende Kernsubstanz von festem Aggregatzustand im physikalischen Sinne sei oder nicht. Da aber Nägeli selbst den Ausdruck „ziemlich fest" gebraucht, so meint er dies vielleicht gar nicht in diesem Sinne, sondern er denkt möglicherweise doch an einen jener Zustände, die man als „halbfest" oder „festweich" bezeichnet, etwa, um ein naheliegendes Beispiel zu wählen, wie sich erwärmtes Paraffin anfühlt. Dann jedoch würde Nägeli von ganz verschiedenen Begriffen ausgehen, indem er einmal „fest" und „weich", ein anderesmal „fest" und „flüssig (gelöst)" in Gegensatz bringt. Auch kann ich nicht mit ihm darin übereinstimmen, wenn er das gewöhnliche Plasma als ein Gemenge von flüssigem und festem Plasma darstellt. Sollte es nicht vielmehr als ein Gemenge von mehr oder weniger festweichem Plasma aufzufassen sein? In Betreff der Kernsubstanz wird man allerdings zugeben müssen, dass sie wenigstens unter bestimmten Umständen „ziemlich fest" sei, worauf ja die Thatsache hinweist, dass sich die Samenköpfe mit einiger Energie durch die widerstrebende Eihaut einbohren, ohne dass sie bedeutende Verbiegungen oder Zerknickungen erlitten. Als absolut fest möchte ich sie aber schon deswegen nicht bezeichnen, weil man ihre Wirksamkeit dann überhaupt noch viel weniger begriffe, wenn man sich des alten Chemikersatzes erinnert: Corpora non agunt nisi fluida.

Bis hierher sind wir der Auffassung gefolgt, die Hertwig von Nägeli's Ausführungen haben dürfte; denn er selbst commentirt diese an mehreren Stellen. Er geht sogar noch weiter, und stellt die Begriffe „gelöst" und „geformt i. e. organisirt" einander gegenüber (l. c. p. 292). Ich weiss aber nicht, ob man dies thun darf, denn eine festweiche, also halbgelöste Masse kann noch recht wohl geformt und ebenso wohl organisirt sein. Wir kennen keinen einzigen Organismus ohne Wassergehalt, ja wir kennen bis jetzt keinen Theil der Zelle, welcher wasserfrei wäre. Auch die Kernsubstanz wird Wasser enthalten, sie wird damit imbibirt sein; man kann sie, wenigstens nach dem Tode, zum Quellen bringen, ein Zeichen, dass sie im Stande ist, Flüssigkeiten in sich aufzu-

Digitized by Google

nehmen. Ja, wie nothwendig der Gehalt an einer wässerigen Flüssigkeit für die Wirkung des Chromatins ist, erkennt man ferner daran, dass der Spermakopf, sobald er in den Dotter gelangt ist, Kernsaft aufnimmt, um dann erst in Aktion zu treten.

Den Ausführungen Nägeli's wird man nun aber eine andere Auslegung geben müssen. Er lässt nur das „Idioplasma" eine ziemlich feste Substanz sein. Dieses Idioplasma war ihm weiterhin nicht identisch mit der Kernsubstanz, was später erst Hertwig wollte; er sieht es als eine netzförmig zusammenhängende, ursprünglich die Eizelle durchsetzende Substanz an, mit ganz bestimmter Anordnung ihrer kleinsten Theilchen, der Micellen. Dies ist eine rein theoretische Annahme; denn wie ich dies verstehe, brauchen diese Micellen gar keine sichtbare Grösse zu haben. Die Micellen entsprechen etwa den Atomen oder den Molekeln der Chemie, und dann ist es ganz unwesentlich, von welchem Aggregatzustande man sie hält. Man macht in der Chemie doch auch nach einer gewissen stillschweigenden Uebereinkunft die Annahme, dass sich jene Molekeln im festen Zustande befinden und dass man je nach ihrer Verschiebbarkeit die Körper in feste oder in flüssige eintheile. Daher kann man mit jedem Grunde auch die Micellen, d. h. die Theile des Idioplasma's als feste ansehen. Soweit würden wir also mit Nägeli übereinstimmen. Ob es jedoch unbedingt nothwendig sei, dass diese Micellen nach Nägeli keine Verschiebung erfahren, wage ich nicht zu entscheiden. Ihr Zusammenhang ist offenbar kein absolut fester, da doch wenigstens eine Einlagerung neuer Micellen stattfinden kann. Würde man hingegen obigen Vergleich derartig aufbauen, dass man die Micellen ihrer Ordnung nach den Atomen, dass man ihre „complicirten Anordnungen" in gleichem Sinne den Molekeln gleichsetzt, so wird man auch völlig Nägeli's Ansichten beistimmen können. Dann aber ist es nicht nöthig, dass diese Micell-Molekeln auch unter einander einen festen Zusammenhang behalten, dann kann sich auch irgend eine Flüssigkeit zwischen sie einschieben, so dass wir die oben besprochenen „festweichen" Plasma- und sonstigen Körper erhalten. Im weiteren Verlauf ist es jetzt kein grosser Schritt mehr, wenn wir diese Körper noch weicher, etwa zähflüssig finden. So können wir auch die Kernsubstanz aus festen Micellen bestehen lassen, welche in irgend einer Zahl zusammentretend, gleichfalls feste Micellenverbände

Digitized by Google

bilden. Auch diese können von einer Flüssigkeit durchsetzt werden; und nimmt diese überhand, so tritt eine Auflösung (im Sinne Hertwig's) der Kernsubstanz ein, wobei die einzelnen Partikelchen hier und da eine sichtbare Grösse behalten mögen, was ja in den oben besprochenen Gregarinencysten immer noch recht wohl möglich ist, und was vielleicht auch in den Spaltpilzen statthat, wenn es nämlich gelingt, Nucleïn in ihnen nachzuweisen.

Nachdem wir uns in dieser Weise über die Aussprüche Nägeli's verständigt haben, werden wir nun finden müssen, dass Hertwig in seiner Auslegung nicht ganz das Richtige getroffen, und es will mir so scheinen, als wenn er, wenigstens in einigen Punkten, jene Aussprüche falsch verstanden habe. Wir werden also nicht mit ihm einen Stoff als desorganisirt betrachten können, der sich nicht mehr in fester Form erkennen lässt, der vielmehr dem Anscheine nach gelöst oder doch äusserst fein vertheilt, etwa aufgeschwemmt, ist. Wir werden dann daran festhalten müssen, dass es an mehreren Orten eine Vermehrung von Organismen giebt, — wahrscheinlich jedoch nur bei der ungeschlechtlichen auf einfacher Theilung oder auf solcher mit vorhergehender Conjugation beruhenden — wo entweder ein morphologisch nachweisbarer, aus sichtbaren und festen Substanzen bestehender Zellkern nicht existirt, oder wo derselbe Umwandlungen eingeht, welche als eine morphologische Auflösung zu betrachten sind. Jene Kernlosigkeit mag freilich nur eine selten vorkommende Erscheinung sein, und sie mag sich in so ausgesprochener Form nur bei den morphologisch am niedrigsten stehenden Organismen, sowie nur als Uebergangserscheinung (Eizelle, Blastoderm) in unser so gern schematisirendes System als störende Gewalt einschieben. Sie wird sich aber nicht mehr leugnen lassen. Andererseits wird man allerdings nicht vergessen dürfen, dass der Zellkern auch und namentlich in morphologischer Hinsicht in den bei Weitem meisten Fällen eine ganz hervorragende Stellung einnimmt. Seine Bedeutung für die Zellentheilung ist ja so allgemein bekannt und anerkannt, dass hier nicht weiter darauf hinzuweisen ist. Nach den Versuchen sowohl M. Nussbaum's wie auch A. Gruber's [1]) über die künst-

1) Ueber künstliche Theilung bei Infusorien von Dr. A. Gruber etc. I. Mittheilg. Biol. Centralblatt. Bd. IV. p. 717. II. Mittheilg. ebenda Bd. V. Nr. 5. p. 187 ff.


Digitized by Google

liche Theilung der Infusorien wird man sich ferner immer mehr zu dem Schlusse hinneigen müssen, dass diese wenigstens für ihre Regeneration des Kernes nicht entbehren können, wenngleich jene so schwierig anzustellenden Untersuchungen vielleicht noch kein endgiltiges Urtheil gewähren. Schon Nussbaum hielt es für wahrscheinlich, „als ob zur Erhaltung der formgestaltenden Energie einer Zelle der Kern unentbehrlich sei". Zu einem ähnlichen Schlusse kommt nun auch Gruber (l. c. II. Mittheil. p. 140), indem er nur bei den mit einem Kernfragment versehenen Theilstücken von Stentoren eine völlige Regeneration des abgeschnittenen Stückes feststellen konnte. „Es ist somit bewiesen", so lauten seine Worte, „dass der Anstoss zur Neubildung verloren gegangener Theile vom Kern ausgeht, dass ohne einen solchen die Zelle zwar eine Zeit lang fortvegetiren kann, aber keine „formgestaltende Energie mehr besitzt." Sieht man aber, dass nach Gruber schon ein kleines Kernfragment zur Erhaltung dieser Energie ausreicht, so werden wir hier eine Brücke zu unseren Anschauungen bauen können, wo es sich ja auch nur um kleine, nicht nach bestimmten morphologischen Gesetzen abgetrennte Kernfragmente handelte.

III. Der Vererbungsstoff.

Zu denjenigen Zeit- und Streitfragen, welche gleichsam in der Luft schweben und sich wie ein leicht flüchtiges Gas überallhin und mit Schnelligkeit ausbreiten, gehören heute unstreitig diejenigen über die Erscheinung der Vererbung. Sie haben namentlich in Aug. Weismann einen ebenso geistreichen wie berufenen Erklärer gefunden, was das Object der Vererbung, ihren Gegenstand, anbetrifft. Es würde daher entweder nur zu Wiederholungen führen, die unnütz wären, oder zu Weitschweifigkeiten, welche den Rahmen dieser Arbeit in hohem Grade überschreiten würden, wenn hier auf dieses Gebiet noch einmal eingegangen werden sollte. Eine kleine Abweichung kann ich mir jedoch nicht versagen, nämlich welche die Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften zum Gegenstande hat. A. Weismann, wie auch W. His und ferner Kölliker nehmen eine solche bekanntlich nicht an und der erstere, Weismann [1]), hat seinen Standpunkt noch neuerdings wieder be-

1) Ueber die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung für die Selectionstheorie. Vortrag in d. ersten allgem. Sitzung d. Naturforscherversamml. Strassburg etc. 1885.

Digitized by Google

tont. In gewissem Sinne wird man Jenen völlig beistimmen müssen, sobald es sich, man möchte sagen, um fremdartige Charaktere handelt, die nicht in der Organisation des Lebenswesens begründet sind, also um Verstümmelungen u. s. w., vielleicht auch um manche Krankheiten, wie ja die Erfahrung an schwanzgestutzten Hunden lehrt, deren Junge stets wieder die Anlage zu einem untadelhaften Schwanze und damit auch einen solchen Schwanz selbst mit auf die Welt bringen. Wenn es sich aber um die Vererbbarkeit von erworbenen Charakteren oder von deren Anlagen handelt, die gewissermaassen mit dem gesammten Organismus aufs Innigste verwachsen sind, die auf Anpassung beruhen, so möchte ich mich doch eher den jüngsten Deductionen J. Kollmann's[1]) anschliessen, welcher die Nichtvererbbarkeit solcher Charactere nicht mit der Selectionstheorie in Einklang zu bringen vermag (l. c. p. 676).

Gehen wir nunmehr auf unser Thema zurück und lassen wir den eben besprochenen Punkt ausser Acht, so werden wir als unseren ersten Grundsatz den aussprechen können, dass alle Organismen mit der Fähigkeit zu ihrer Fortpflanzung und Vermehrung implicite die Fähigkeit zur Vererbung der ihnen inhärenten Eigenschaften, um diesen also noch etwas dunklen Begriff so zu bezeichnen, besitzen.

Als zweiten Grundsatz haben wir nunmehr den festzuhalten, dass überall, wie wir dies auch in den obigen Ausführungen gesehen haben, von dem Complex[2]) der elterlichen Organismen Substanzen abgelöst, ausgeschieden, oder ganz allgemein gesagt: geliefert werden, welche entweder schon an und für sich oder nach einer vorangehenden Vermischung von solchen Substanzen verschiedener Herkunft, die Fähigkeit haben, sich zu Organismen

1) Biolog. Centralblatt. Bd. V. 15. Januar 1886. Nr. 22. p. 673 ff.

2) Bei der geschlechtlichen Zeugung wird jener Complex, wenn O. Hertwig's Gesetze der Monospermie richtig sind, immer nur aus zwei Individuen bestehen. Bei der Parthenogenesis besteht er aus einem, wie auch bei der Theilung der Infusorien, vieler Gregarinen, bei der Vermehrung der Pflanzen durch Stecklinge, Wurzelausläufer u. s. w. — Ob sich aber bei der Conjugation von drei und vier Gregarinen, wie ich sie beobachtete, die Nachkommen von diesem Complex oder nur von je einem Individuum herleiten, vermag ich nicht sicher zu entscheiden. — Ersteres ist jedoch viel wahrscheinlicher.

Digitized by Google

zu entwickeln, d. h. auszubilden, die den Componenten jenes elterlichen Complexes mehr oder weniger ähnlich sind.

Als dritten Grundsatz stellen wir endlich den auf, dass jene Substanzen entweder selbst die Träger und Uebermittler der zu vererbenden Charactere sind, oder dass sie Substanzen enthalten, welchen erst diese Eigenschaft zukommt. Eines von beiden wird nur möglich sein; wo aber das Eine anerkannt ist, da wird auch das Andere nicht mehr auszuschliessen sein. — Wir werden jetzt also nachzuforschen haben, welche von diesen zwei Meinungen die berechtigtere ist, und ob und inwieweit sich bei dem gegenwärtigen Zustande unseres Wissens eine Entscheidung treffen lässt.

Lassen wir demnach die Schlachtreihen aufmarschiren. Zunächst die Bacterien. — Diese lassen, wie wir gesehen, keinen Zellkern nachweisen und pflanzen sich durch einfache Theilung fort. Hierbei schnürt sich die Zelle mitten durch, und jedes Theilstück, vererbte Substanz und Tochter zugleich, besitzt jenes sich stark färbende Plasma und die Membran, kurz alle Bestandtheile der Mutterzelle. Welches kann nun der die vererbenden Charactere tragende Stoff sein? — Die Membran nicht. — Ob eine Kernsubstanz überhaupt vorhanden ist, erscheint sehr fraglich. — Das Plasma ist jedoch immer vorhanden und fällt, wie man ja deutlich sieht, beiden Theilstücken zu. Man wird also nothgedrungen diese Zellsubstanz in erster Linie für den wahrscheinlichen Vererbungsstoff halten müssen. Allerdings muss mit der Möglichkeit des Vorhandenseins einer Kernsubstanz immer noch die Möglichkeit zugegeben werden, dass diese dann jener Stoff sei, wobei aber, wie schon jetzt ganz besonders hervorzuheben ist, das Eine das Andere durchaus noch nicht ausschlösse, so dass sich sowohl die Kern- wie auch die Zellsubstanz in jenes Geschäft theilten.

Zwei verschiedene Einwände werden nun gegen diese Schlüsse gemacht werden. Erstens wird man vielleicht sagen, dass die Spaltpilze so einfach gebaute Organismen seien, in Folge dessen sie nur äusserst wenig zu vererben haben. Dieses Wenige könne allenfalls auch vom Plasma besorgt werden. — Dann aber würde zunächst doch zugegeben werden, dass dieser Stoff wirklich und ganz unzweifelhaft Vererbungsträger sein kann. — Ferner wäre auch hier wieder der rein morphologische Standpunkt nicht der richtige. Denn die Spaltpilze haben nicht nur sichtbare, sondern auch

Digitized by Google

nichtsichtbare Eigenschaften. Dies sind ihre physiologischen, Eigenschaften von erstaunlicher Mannichfaltigkeit, wie wir doch an ihren schädlichen Wirkungen zu unserem Nachtheil oft genug verspüren: Die Bacterien haben die Eigenschaft einer ausserordentlich energischen Vermehrung, sie haben die Eigenschaft, sich gegenseitig zu überwuchern, sich geeignete Nährmittel aufzusuchen und anzueignen, kurz, je weiter wir nachspüren, eine unendliche Summe von Characteren, die sicher und ohne Zweifel vererbt werden, grade wie ihre so höchst einfache Gestalt und Form sich vererbt.

Zweitens wird man den Einwand erheben, dass es sich hier bei der Fortpflanzung der Bacterien nur um eine einfache Zelltheilung drehe, während bei der geschlechtlichen Vermehrung beispielsweise ein viel complicirterer Process vor sich gehe. Dies ist richtig. Aber einerseits wird doch bei jeder Zelltheilung die Nothwendigkeit eines Zellkerns betont, und andererseits ist auch diese letztere, die geschlechtliche Fortpflanzung, im Grunde genommen auf eine ebenso einfache oder nur wenig verwickeltere Zelltheilung zurückzuführen. Der einzige Unterschied zwischen beiden Extremen ist zweifelsohne wohl nur der, dass dort, bei den Bacterien, die gesammte mütterliche (d. h. elterliche) Substanz getheilt und vererbt wird, während hier, bei Same (Sperma) und Ei, gewissermassen nur ein Extractum, das Keimplasma Weismann's oder das Idioplasma Nägeli's dazu verwendet wird.

Alles dies zusammengenommen wird demnach die Möglichkeit wenigstens nicht anzufechten sein, dass auch die Zellsubstanz den Vererbungsstoff entweder enthält oder mit ihm identisch ist.

Wenn wir nun sofort zu dem so eben angedeuteten Extrem, nämlich zum Ei und Sperma übergehen, so werden wir uns über die letztere Substanz, das Sperma, schneller einigen können, nachdem schon früher Ausführlicheres darüber gesagt worden ist. Unsere Ansicht wird dann etwa so auszudrücken sein, dass mit grösster Wahrscheinlichkeit einzig und allein die echte Kernsubstanz i. e. das Chromatin des Spermatozoon oder des Pollens als der Träger der vom männlichen Erzeuger herrührenden Vererbungscharactere ist, wobei allerdings vorläufig immer noch dieser oder jener begleitende Körper mit in Anspruch zu nehmen sein wird. — Die Eizelle in toto hingegen besteht aus der morphologisch (immer?) differencirten Kernsubstanz und aus dem Ei-

Digitized by Google

plasma, das einer echten und lebensfähigen Zellsubstanz als gleichwerthig zu erachten ist, wozu sich dann noch, was hier nicht weiter zu berücksichtigen ist, unter Umständen der gänzlich indifferente Nahrungsdotter hinzugesellt.

O. Hertwig, Kölliker und die Uebrigen lassen nun auch von der Eizelle nur jene Kernsubstanz bei der Vererbung in Frage kommen und führen folgende Gründe dafür in's Gefecht. Der Erstere, Hertwig, geht von dem Erfahrungssatze aus (l. c. p. 283), dass alle auf geschlechtlichem Wege erzeugte Organismen im Allgemeinen beiden Eltern gleich viel ähneln, woraus er mit Nägeli schliesst, dass die Kinder von Vater und Mutter gleiche Mengen wirksamer Theilchen empfangen, welche Träger der vererbten Eigenschaften sind. Auch Pflüger scheint eine ähnliche Ansicht ausgesprochen zu haben. Bei Betrachtung von Sperma und Ei findet aber Hertwig den nach seiner Meinung nur scheinbaren Widerspruch, „dass zwei an Masse ganz verschiedene Elemente die gleiche Vererbungspotenz besitzen", einen Widerspruch, den er damit erklärt, „dass die Geschlechtsstoffe aus verschiedenen Stoffen bestehen, von welchen die einen in Bezug auf die Vererbung wirksam, die anderen unwirksam sind etc."

So gelangt Hertwig zu dem Begriff von der Aequivalenz des Ei- und Spermakerns (l. c. p. 288). Weiterhin spricht er den Satz aus (l. c. p. 301), dass „die mütterliche und die väterliche Organisation beim Zeugungsakte auf das Kind durch Substanzen übertragen werden, welche selbst organisirt sind, das heisst, welche eine sehr complicirte Molecularstruktur im Sinne Nägeli's besitzen." „Als die Anlagen von complicirter molecularer Struktur, welche die mütterlichen und väterlichen Eigenschaften übertragen, können wir die Kerne betrachten, welche in den Geschlechtsprodukten sich als die einzigen äquivalenten Theile ergeben etc." — „Einen weiteren Hinweis darauf, dass die Kernsubstanz die Eigenschaften der Erzeuger übertrage und insofern auf die Organisation bestimmend einwirke", findet Hertwig (l. c. p. 304) „in der von Pflüger[1]) entdeckten Thatsache der Isotropie des Eies", woraus er folgenden Schluss zieht: „Der Dotter

1) Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo. II. Abhandl. Archiv f. d. gesammte Physiol. d. Menschen u. d. Thiere. Bd. XXXII. 1883.


Digitized by Google

ist nicht so organisirt, dass aus einer bestimmten Portion desselben ein bestimmtes Organ hervorgehen müsste."

Da O. Hertwig in diesen letzten Auseinandersetzungen auf eine kurz vorher[1]) von ihm publicirte Abhandlung Bezug nimmt, so werden wir auch dieser später noch kurz gedenken müssen. Augenblicklich werden uns aber die Ansichten anderer Forscher, namentlich diejenigen Kölliker's und Nägeli's näher liegen. Der Erstere erkennt an (l. c. p. 11), dass die „Vereinigung je eines Eikernes mit je einem Samenfaden als wesentlichster Vorgang bei der Befruchtung nachgewiesen wurde." Sodann stimmt er den Meinungen des Letzteren, Nägeli's bei, „dass die im Verhältniss zu der Eizelle so winzigen Samenfäden die Eigenschaften des männlichen Organismus auf das Erzeugte übertragen, und dass dieses in der Regel gleichviel von beiden Erzeugern an sich habe." Weiterhin aber empfindet Kölliker einen gewissen Mangel am Schluss der Darstellungen Nägeli's insofern, als man sich eigentlich nicht recht vorstellen könne, wo die idioplastische Substanz ihren Sitz habe (l. c. p. 13), wesshalb er sich dahin auslässt, dass „alle neueren embryologischen Untersuchungen zu der Annahme führen, dass die Befruchtung von Zellkernen ausgehe, und dass somit auch die Vererbung an die Nuclei gebunden sei", eine Annahme, welche er also übereinstimmend mit Hertwig für berechtigt hält.

Sehen wir somit, dass auch Kölliker den Standpunkt Hertwig's vertritt, so werden wir jetzt daran festzuhalten haben, dass Nägeli sich eine etwas andere Ansicht von dem Vererbungsstoffe verschafft hatte, was ja schon aus dem Obigen hervorgeht. Zwar hat er, wie nach ihm Hertwig, den Satz aufgestellt, dass die Kinder von Vater und Mutter gleiche Mengen wirksamer Theilchen empfangen, doch liess er, im Gegensatz zu den vorhin Genannten, den Vererbungsstoff nicht so bestimmt lokalisirt sein. Ferner identificirt er nicht das gesammte Eiplasma mit dem mütterlichen Idioplasma, wie aus den auch von Hertwig citirten Worten hervorgeht: „An die befruchtete und entwicklungsfähige Eizelle hat die Mutter hundert- oder tausendmal mehr Plasmasubstanzen, in denselben aber keinen grösseren Antheil an erblichen

1) Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? Jenaische Zeitschr. Bd. XVIII. (N. F. Bd. XI). Heft 2. 1885. p. 175 ff.


Digitized by Google

Eigenschaften geliefert als der Vater. Wenn das unbefruchtete Ei ganz aus Idioplasma bestände, so würde man nicht begreifen, warum es nicht entsprechend seiner Masse in dem Kinde wirksam wäre, warum dieses nicht immer in ganz überwiegendem Grade der Mutter ähnlich würde. Besteht die specifische Eigenthümlichkeit des Idioplasma in der Anordnung und Beschaffenheit der Micellen, so lässt sich eine gleich grosse Erbschaftsübertragung nur denken, wenn in den bei der Befruchtung sich vereinigenden Substanzen gleichviel Idioplasma enthalten ist etc." (Näg. l. c. p. 27.)

Da sich Nägeli gar nicht so genau über den Sitz seiner idioplastischen Substanz äussert, so wird die Möglichkeit vorhanden sein, dass er nicht so erheblich von Hertwig abweicht. — Strasburger hingegen, um nunmehr den Schluss zu machen, hat zwei solcher Substanzen, oder doch zwei Orte für dieselben unterschieden, nämlich dasjenige, welches sich im Kern, und das, welches sich im Zelleninhalte findet.

Auf diese verschiedenen Ansichten wird jetzt einzugehen sein. Vorher aber wird man sich noch über einige andere Punkte verständigen müssen.

Zunächst handelt es sich darum, was jeder von den beiden elterlichen Organismen vererbt. Hier werden wir uns den von Strasburger, Kölliker u. A. in Erinnerung gebrachten Thatsachen anzuschliessen haben, dass, wie Kölliker sagt (l. c. p. 10), „der Eikern nicht bloss Eigenschaften der weiblichen Vorfahren der Mutter auf das Erzeugte überträgt, sondern auch der männlichen, und ebenso der Spermakern." Es werden also nicht nur die persönlichen und erkennbaren Charactere des Zeugenden übertragen, um mich so auszudrücken, sondern überhaupt alle in dem Zeugenden vorhandenen und von dessen männlichen und weiblichen Vorfahren auf ihn vererbten Charactere und Eigenschaften, auch wenn dieselben bei dem Zeugenden selbst niemals zur Wirklichkeit geworden, sondern stets latent geblieben sind, ein Schluss, welcher durch das so häufige Auftreten des Atavismus ganz berechtigt erscheinen muss. Demzufolge muss Kölliker auch völlig gegen Van Beneden im Rechte sein, wenn er sowohl den Eikern als auch den Samenkern hermaphroditisch, und nicht geschlechtlich sein lässt. Hiervon habe ich mir eine kleine Abweichung erlaubt, indem ich dennoch von einem „männlichen Kerne" sprach, was aber nichts anderes als ein bequemer Ausdruck

Digitized by Google

und Sammelbegriff für die Begriffe von Spermakern und -kopf, generativer Pollenkern etc. sein sollte, der deswegen nicht ganz unberechtigt bleiben dürfte, als ja jener Kern immer von einem männlichen Individuum herzuleiten ist.

Nunmehr werden wir einen anderen Punkt zu berücksichtigen haben, welcher, wie sich zeigen wird, für unsere Frage von der allergrössten Bedeutung ist. Hierbei müssen wir jene von Nägeli, Hertwig, Kölliker u. A. aufgestellte Prämisse, dass alle auf geschlechtlichem Wege erzeugten Organismen im Allgemeinen beiden Eltern gleichviel ähneln, ohne Weiteres als richtig anerkennen; wenn jene drei Autoren nun schliessen, dass die Kinder von Vater und Mutter gleiche Theile empfangen, so soll dieser Schluss nicht unbedingt als falsch ausgegeben werden. Man muss aber nach meiner Meinung einsehen, dass jene Prämisse noch einen anderen mindestens ebenso berechtigten Schluss zulässt. Die soeben Genannten denken sich etwa, dass der väterliche Erzeuger die Eigenschaften a, der mütterliche die Eigenschaften a_1 besitzen und vererben, so dass das Erzeugte die Eigenschaften $a + a_1 = b$ erbt. — Nun kann man sich aber Folgendes vorstellen. Die beiden zeugenden Individuen sind bekanntlich unter sich mehr oder weniger ähnlich. Die Summe dieser Aehnlichkeiten sei $= \alpha_2$. Ausserdem besitzt jedes dieser Individuen noch andere zu vererbenden Eigenschaften, und zwar das eine α, das andere α_1. Mithin ererbt das Erzeugte $b = \alpha + \alpha_1 + \alpha_2$. — Der numerische Werth beider Formeln ist der gleiche, so dass $a + a_1 = \alpha + \alpha_1 + \alpha_2$ ist. In dieser Gleichung dürfen wir erstens nicht $a = \alpha$ und $a_1 = \alpha_1$ setzen, denn dann würde die Summe der Aehnlichkeiten beider Erzeuger $= 0$ werden, was unstatthaft wäre. Zweitens nehmen jene Autoren an, was sich aus ihrer Schlussfolgerung ja ergiebt, dass $a = a_1$ sei. Man darf deswegen aber nicht mit Nothwendigkeit schliessen wollen, dass in jener Gleichung auch $\alpha = \alpha_1$ sei; denn dies wäre nur ein einziger der unzähligen möglichen Fälle.

Mit anderen Worten ausgedrückt soll dies etwa so viel heissen, dass es durchaus nicht nothwendig ist, dass die Kinder von Vater und Mutter gleiche Theile empfangen; ja es kann eben so gut und in der Mehrzahl der unendlich vielen denkbaren Fälle möglich sein, dass beide Erzeuger in ungleicher Weise an der Uebertragung der Vererbungssubstanzen

Digitized by Google

betheiligt sind. Wird jetzt diese Schlussfolgerung zugegeben, so muss man weiter schliessen, dass entweder eine Aequivalenz des Ei- und Spermakerns nicht mehr nothwendig ist, oder dass de facto die Geschlechtsstoffe zwar aus verschiedenen Stoffen bestehen, von welchen aber in Bezug auf die Vererbung eine grössere Summe wirksam ist als die Kerne allein. Von diesen beiden Alternativen wird man die erstere weniger zu berücksichtigen haben, nachdem von O. Hertwig in scharfer und durchaus logischer Weise die Aequivalenz der beiden Geschlechtskerne wenigstens als eine höchst wahrscheinliche dargethan worden ist.

Was lässt sich nun über die zweite Alternative sagen? Nach dieser müsste man etwa annehmen, dass zwar die beiden Geschlechtskerne die Uebertragung von Vererbungsstoffen bewirken werden, dass aber mindestens in einem der beiden Geschlechtsprodukte noch eine andere Substanz dabei betheiligt ist. Dies könnte nur eine Nichtkernsubstanz, d. h. Zellplasma irgend welcher Art, ein Cyto-Idioplasma, sein. In Uebereinstimmung nun mit Hertwig's, Kölliker's und Anderer Beweisführung, welche weiter oben ja schon angezogen worden ist, wäre dieses Plasma nicht im männlichen, sondern vielmehr nur noch im weiblichen Zeugungsstoffe zu suchen, d. h. in der Eizelle selbst.

Schon weiter oben war gelegentlich der Vererbungspotenz nicht kernhaltiger Organismen die Möglichkeit verfochten worden, dass auch eine solche Zellsubstanz den Vererbungsstoff enthalte oder mit ihm identisch sei. Was dort gilt, kann ohne Hinderung auch hier gelten, so dass unsere Ansicht also ähnlich wie die E. Strasburger's etwa so zu formuliren sein wird: Bei der geschlechtlichen Zeugung sind beide Erzeuger in ungleicher Weise betheiligt, insofern als der Vater nur ein Karyo-Idioplasma, die Mutter aber sowohl ein solches, wie auch ein Cyto-Idioplasma liefert, welches aber weder mit dem ganzen Eiinhalte, noch mit dem ganzen Eiplasma identisch zu sein braucht, sondern welches ähnlich, wie auch Nägeli annimmt, z. B. in Form eines Netzwerkes als bestimmte vom Nährplasma und Dotter verschiedene Substanz innerhalb der Eizelle angeordnet ist.

Gegen diesen Satz wird von O. Hertwig noch ein sehr hervorragender Einwand erhoben werden, nämlich der, welcher sich von dem Gesetz der Isotropie des Eies herleitet. Von Pflüger ist eigentlich aber doch nur für die Dottertheilchen, die hier

Digitized by Google

gar nicht in Frage kommen, bestritten worden, dass sie im Ei von Anfang an in der Weise gesetzmässig angeordnet seien, dass auf diesen oder jenen Theil die einzelnen Organe zurückzuführen seien. Es ist daher auch nicht von Bedeutung, wie O. Hertwig mit Recht kundgiebt (l. c. p. 306): „ob sich bei der Theilung die Kerne mit diesem oder jenem Theil der Dottersubstanz umgeben", so dass man ihm gewiss beipflichten muss, wenn er bekräftigt: „Der Dotter ist nicht so organisirt, dass aus einer bestimmten Portion desselben ein bestimmtes Organ hervorgehen müsse. Ich bin auch weit davon entfernt, für das Eiplasma etwa, oder für das Cyto-Idioplasma, eine solche von Anfang an bestehende Anordnung annehmen zu wollen, denn auch dagegen müssten die Erfahrungen Pflüger's, Born's, Hertwig's u. A. sprechen. Dennoch aber glaube ich, dass Hertwig mit seinen eigenen Worten geschlagen werden kann. Denn dieser [1]) stimmt Pflüger bei (l. c. p. 177), dass zwar die Eier, wenn sie in eine Zwangslage gebracht worden sind, verhindert werden, in der Dotterhaut zu rotiren, „aber deswegen ist noch keineswegs ausgeschlossen, dass nicht im Innern eine Verschiebung der verschiedenartigen Eibestandtheile an einander erfolgt, bis letztere wieder sich mehr oder minder an dem durch die Zwangslage bestimmten oberen Pol angesammelt und dadurch ein dem normalen Zustand ähnliches Gleichgewichtsverhältniss hergestellt haben.". Dies ist es, was wir brauchen! Aber hören wir noch weiter und beherzigen wir, dass auch Born Aehnliches vermuthete, was er denn auch bewies, nämlich dass der specifisch leichtere Theil seinen Platz im Ei verändere und dass Verlagerungen im Eimaterial, namentlich in Bezug auf den Kern, eintreten. Ferner hat A. Rauber noch gezeigt, wie Hertwig's Darstellung zu entnehmen ist, dass die Dotterkugel das Bestreben habe, aus der umgekehrten Lage in die Normalstellung zurückzukehren. Ja es ist sogar jene Entdeckung A. Rauber's von grosser Wichtigkeit, dass bei diesem Vorgange der „Keim" nicht seine Lage zum Nahrungsdotter veränderte, sondern dass die ganze Masse in toto innerhalb der Eikapsel rotirte, bis wieder jenes Gleichgewicht erreicht war.

---

1) Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? Jenaische Zeitschr. Bd. XVIII (N. F. Bd. XI.) Heft 2. 1885. p. 175 ff.

Digitized by Google

Diese Gründe zusammengenommen wird man demnach aus dem Gesetz von der Isotropie des Eies keinen Einwand herleiten können, denn man wird sich vorstellen können, dass das Cyto-Idioplasma die Fähigkeit hat, sich immer wieder gesetzmässig anzuordnen, indem die einzelnen wenn auch lose verknüpften Theilchen sich irgendwie gegenseitig anziehen und abstossen. Diese Fähigkeit wird bei der Reife des Eies, sowie zur Zeit während und nach der Befruchtung besonders ausgeprägt sein, und wenn ihr entgegengearbeitet wird, wie es von Rauber geschah, indem er dem befruchteten Ei immer erneute Lagecorrecturen gab, so ist es erklärlich, dass und warum die normale Entwicklung des Eies ausbleibt.

Es ist nun noch eine andere Erscheinung heranzuziehen, welche sich nicht gut oder nur auf Umwegen mit dem Satze vereinigen lässt, dass die Kinder von Vater und Mutter gleiche Mengen wirksamer Theilchen empfangen. Ich meine die Parthenogenesis, wie sie bei verschiedenen Arthropoden auftritt. Allerdings hat Weismann eine erklärende Hilfshypothese angenommen, indem er die Menge des Keimplasmas schwanken lässt. Bei geringem Gehalte daran innerhalb des Eies ist nach ihm eine Befruchtung nothwendig, d. h. ein Zufügen des Fehlenden, was aber bei der parthenogenetischen Vermehrung nicht nothwendig sei. Doch weiss ich nicht, wie dies bewiesen werden soll; denn es müsste danach entweder bei demselben Mutterthier, z. B. bei der Biene, zweierlei Eier geben, solche mit einem grossen Kern, die sich von selbst entwickeln können, und solche mit einem kleinen Kern, wo erst noch ein Samenkern hinzutreten muss. Dies ist aber noch nicht bewiesen und schon deshalb sehr unwahrscheinlich, als die Bienenkönigin bei der willkürlich stattfindenden Eibefruchtung nicht im Stande sein dürfte, jene Eier zu unterscheiden, wie ja auch bewiesen ist, dass eben alle Eier der Biene, wenn sie nicht befruchtet sind, Männchen liefern. — Oder man müsste etwa annehmen, dass die Eier der Biene zwar gleich seien, dass aber nur die befruchteten ein Richtungskörperchen ausstossen, um dafür den Spermakern aufzunehmen (Balfour). Doch entbehrt auch dies bislang jeder Begründung und dürfte mit andern hier nicht näher zu berührenden Erfahrungen nicht wohl in Einklang zu bringen sein.

Gerade diese Umstände scheinen mir geeignet zu sein, der

Digitized by Google

hier niedergelegten Meinung als unterstützende Grundlage zu dienen.

Es ist sehr verlockend anzunehmen, dass jedes Ei auch ohne Befruchtung die Fähigkeit besitze, sich weiter zu entwickeln, zu theilen u. s. w., dass es aber diese Fähigkeit mit Ausstossung des Richtungskörperchens mehr oder weniger verliert und erst wieder durch einen Ersatz desselben mittelst des Spermakerns erlange. Eine solche Annahme wird freilich bis jetzt kaum durchzuführen sein. Man wird sich aber folgendes vorstellen können, worauf schon oben hingedeutet worden ist. Von jeder Thier- und Pflanzenspecies kann man nämlich eine Art von Normalschema aufstellen, indem man die Summe der Eigenschaften aller Individuen addirt und durch die Anzahl der Individuen dividirt. Ein solches Schema, z. B. ein Normalmensch, kommt freilich in natura nicht vor. Es giebt aber Bestandtheile des Körpers, die weder männlich noch weiblich, die neutral sind, die beiden Geschlechtern angehören können. An gewissen Geweben wird doch auch der gewiegteste Anatom nicht zu unterscheiden vermögen, ob sie von einem Manne oder von einem Weibe herrühren. Diese Bestandtheile nun, d. h. deren Keime oder Anlagen möchte ich in das Cytoplasma der Eizelle verlegen und sie als eine „rein mütterliche Mitgift" ansehen. Wir könnten sie als parablastische bezeichnen, womit zwar nur äusserlich an die Theorien von W. His und W. Waldeyer erinnert werden soll. Es werden aber doch nicht gewisse Aehnlichkeiten zwischen diesen von E. Häckel so scharf bekämpften Theorien und der hier ausgesprochenen Vermuthung zu erkennen sein. Jene gemeinschaftlichen Bestandtheile oder Eigenschaften hatten wir oben als α_2 bezeichnet. Es bleiben jetzt noch die specifischen Eigenschaften α und α_1 übrig, von denen ich nun die einen in den Eikern, die anderen in den Spermakern verlegen möchte, so dass demnach die Eizelle in Cyto- und Karyo-Idioplasma getrennt sämmtliche allgemeinen, sowie die von dem mütterlichen Erzeuger herrührenden specifischen Charaktere ($\alpha_1 + \alpha_2$), das Samenelement hingegen nur die von dem männlichen Erzeuger hergeleiteten specifischen (α) aber keine allgemeinen Charaktere als Vererbungspotenzen enthält. So würde sich vielleicht auch die parthenogenetische Fortpflanzung leichter erklären lassen, worauf hier jedoch nicht weiter eingegangen werden soll.

Bei dieser ganzen Deduction muss freilich ein Umstand grosse

Digitized by Google

Schwierigkeiten verursachen, nämlich, wie man die allgemeinen, dem Normalschema angehörenden und die specifischen dem Individuum angehörigen Eigenschaften von einander trennen soll. Eine ähnliche Trennung ist nun schon von His und auch von Waldeyer versucht worden, indem Jener seinem Archiblast, das hier dem Karyo-Idioplasma zu entsprechen hätte, das Nerven- und Muskelgewebe, das der Drüsen und ähnlicher Organen zuschreibt, dem Parablast aber, unserem Cyto-Idioplasma, die Bindesubstanzen etc. Es würde jedoch viel zu weit führen, wenn hier auf diese und die entgegengesetzten Ansichten E. Häckel's[1]) eingegangen werden sollte. Wie aber Waldeyer eine vermittelnde Stellung einzunehmen scheint[2]), so wird dies vielleicht auch hier möglich sein. Man wird mit Häckel und Waldeyer übereinstimmen können, dass „alle Zellen (Häckel l. c. p. 225), welche den Thierkeim zusammensetzen, ohne Ausnahme von Furchungszellen abzuleiten und als Descendenten der einfachen Eizelle zu betrachten sind", und dennoch eine Unterscheidung von Archiblast und Parablast im Sinne Waldeyer's etwa aufrecht erhalten können.

Jene oben erwähnte Schwierigkeit nun in erster Linie muss mich daran verhindern, irgend eine bestimmt ausgesprochene Theorie aufstellen zu wollen. Ja, nicht einmal zu einem hypothetischen Satz würde ich mich aufschwingen können; aber das eine wollte ich mir nicht nehmen lassen, nämlich im Hinblick auf die so gewandt und geistreich durchgeführten Lehren eines O. Hertwig, eines Kölliker u. s. w. irgend eine Vermuthung zu äussern, wie man auch eine andere Auffassung und eine andere Meinung von jener wunderbaren und geheimnissvoll wirkenden Substanz haben könnte, welcher wir mit Weismann die ungeheure Fähigkeit zuschreiben, von Ewigkeit zu Ewigkeit lebend, allgegenwärtig in jedem Organismus, mit einer geradezu allmächtigen Kraft ausgerüstet die Fortpflanzung und Vererbung der Organismen zu bewerkstelligen.

---

1) Ursprung und Entwicklung der thierischen Gewebe etc. Jenaische Zeitschr. Bd. XVIII. (N. F. Bd. XI.) Heft 2. 1885. p. 206.

2) Archiblast und Parablast. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXII. 1883. p. 1 ff.


Digitized by Google

In den vorliegenden Ausführungen konnten leider nicht alle der citirten Schriften in gleichem Maasse gewürdigt werden, da sonst leicht der Rahmen des Gegebenen zu weit überschritten worden wäre. Einige andere Schriften, die vielleicht noch angeführt werden sollten, sind mir hier leider nicht mehr zugänglich gewesen. Dank des liebenswürdigen Entgegenkommens des Herrn Dr. C. von Marchesetti, Directors des Naturhistorischen Museums in Triest, sowie seines Adjuncten, des Herrn A. Valle, konnte ich dennoch eine umfängliche Litteratur zu Rathe ziehen.

Triest, im Januar 1886.

(Aus dem anatomischen Institut zu Bonn.)

Biologische Untersuchungen über die Bachforelle.

Von

Dr. phil. et med. **D. Barfurth,**
Privatdocent und Assistent am anatomischen Institut.

Hierzu Tafel VII und VIII.

Eintheilung.

Digitized by Google

I. Die Unfruchtbarkeit der Bachforelle ist vorübergehend.

Das Ergebniss, welches ich in dieser Ueberschrift ausdrücke, verdanke ich einem einfachen, aber entscheidenden Versuche, der während des Jahres 1884/85 in der Fischzucht des Herrn Professor Dr. Freiherrn von la Valette St. George zu Auel bei Wahlscheid angestellt wurde. Herr Professor von la Valette St. George, dem das deutsche Fischereiwesen schon so manche Förderung verdankt, stellte mir zu diesem Versuche das ganze Material in liberalster Weise zur Verfügung; ich sage ihm dafür an dieser Stelle zunächst meinen ganz besondern Dank.

Bevor ich nun über den Versuch berichte, schicke ich zum Verständniss einige Bemerkungen voraus.

Bekanntlich hat Siebold[1]) zuerst auf das Vorkommen steriler Formen bei mehreren Species der Salmoniden aufmerksam gemacht und die Ueberzeugung ausgesprochen, dass diese Sterilität durch das ganze Leben der Thiere hindurch bleibend sei. Dieser Ansicht entgegen sprachen sich u. a. Günther[2]), Widegren[3]) und ich[4]) dafür aus, dass solche Thiere nur vorübergehend unfruchtbar seien[5]). Es ist klar, dass eine endgültige Entscheidung dieser Frage nur durch einen Versuch erzielt werden kann, bei welchem man sterile Thiere isolirt und einfach abwartet, ob sie fruchtbar werden oder nicht. Als das geeignetste Versuchsthier musste aus

1) Siebold, Die Süsswasserfische von Mitteleuropa. Leipzig 1863. p. 276, 277, 302, 321.

2) Günther, Catalogue of the Fishes in the British Museum. London 1866. Vol. VI, p. 11.

3) Widegren, Nya bidrag till Kännedomen om Sveriges Salmonider. Mitgetheilt in den Kongl. Vetenscaps-Akademiens Förhandlingar. Stockholm 1865. p. 280, 290, 292 etc.

4) Barfurth, Ueber Nahrung und Lebensweise der Salme u. s. w. Von der philos. Facultät in Bonn gekrönte Preisschrift. Troschel's Archiv für Naturgeschichte. 1875. p. 122 ff. Ich habe dort auch genauere Literaturangaben gemacht. p. 142 ff.

5) Abweichend ist die Ansicht von His und Miescher, die überhaupt keine Sterilität anerkennen wollen. In Anerkennung der Thatsache, dass in der Laichzeit neben geschlechtsreifen Thieren andere mit ganz entwickelten Geschlechtsorganen gefunden werden, sind alle Beobachter einig; nur in der Auffassung und Bezeichnung dieses Befundes herrscht einige Verschiedenheit.

Digitized by Google

den verschiedensten Gründen die Bachforelle, Trutta fario[1]), erscheinen, und an dieser habe ich denn auch meine Beobachtungen angestellt. Vor allen Dingen musste ich sicher sein, dass nur wirklich unreife (sterile) Thiere zu dem Versuche verwendet wurden, und es kam deshalb darauf an, ob man diese Thiere äusserlich von ihren geschlechtsreifen Genossen unterscheiden könne. Schon Siebold hatte an der Seeforelle, Trutta lacustris, nachgewiesen, dass die sterilen Thiere sich von den fruchtbaren durch einige unwesentlicheren Merkmale unterscheiden: der Körper der ersteren ist viel schlanker und erreicht lange nicht ein so grosses Gewicht, als das der fruchtbaren; das Maul erscheint tiefer gespalten, die Schwanzflosse verliert nicht so bald ihren Ausschnitt; es bildet sich an der Unterkieferspitze bei alten Männchen kein Haken aus und sie weichen in der Färbung von den fruchtbaren sehr ab.

In Bezug auf die Bachforelle findet man nun folgendes. Den wissenschaftlichen Beobachtern, wie auch den Fischern, ist bekannt, dass in der Laichzeit der Bachforelle (Anfangs October bis spätestens Anfangs Januar) neben den geschlechtsreifen Thieren mit erbsengrossen, schön orangefarbenen Eiern und leicht ausspritzendem weissen Sperma (Milch) einzelne Forellen gefunden werden, deren Eierstöcke und Hoden ganz klein und unentwickelt sind; die Eier sind kaum grösser wie Mohnkörner (0,1—0,6 mm), auf der Schnittfläche des fadenförmig dünnen Hodens zeigt sich keine Spur von Sperma. Ein Blick auf Tafel VII Fig. 4—7 erläutert die Unterschiede sofort; das Nähere findet man in der Erklärung zu den Tafeln. Ob man nun solche Thiere „steril" oder „unreif" nennen will, ist ziemlich gleichgültig; Thatsache ist, dass sie in der eigentlichen Laichzeit nicht fortpflanzungsfähig sind.

Was nun die Unterschiede zwischen den unreifen und reifen Forellen anbetrifft, so habe ich die Ueberzeugung gewonnen, dass sie alle mit der Reife oder Unreife der Geschlechtsstoffe zusammenhängen, wie sich aus der nachfolgenden Erörterung ergeben wird.

---

1) In der Praxis wird zwischen Bachforelle und Teichforelle (Mastforelle) unterschieden; diese Unterscheidung beruht nur auf der verschiedenen Lebensweise; es handelt sich immer nur um die eine Species: Trutta fario.


Digitized by Google

In Bezug auf Länge des Kopfes und des ganzen Körpers, auf das Gewicht, auf die Farbe, auf die Zahl der Flecken, die Beschaffenheit der Schuppen und Flossen findet man keine erwähnenswerthen Unterschiede[1]).

Dagegen ist der Körperumfang der reifen Thiere unter der Brust- und Bauchflosse bedeutend grösser, als der der unreifen, was natürlich durch die starke Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den reifen Fischen bedingt wird.

Bei den unreifen Forellen ist die Urogenitalpapille flach, die Geschlechtsöffnung wenig sichtbar und nur für eine dünne Sonde durchgängig; bei den reifen dagegen ist die Urogenitalpapille stark geschwollen, ragt weit vor und ist für einen Gänsefederkiel noch leicht durchgängig.

Streicht man mit Daumen und Zeigefinger — wie beim „Abstreichen"! — an den Seiten reifer Thiere entlang, so fühlt man Eierstöcke und Hoden als zwei kräftige Stränge jederseits durch; beim Weibchen gleiten die einzelnen Eier wie glatte Kugeln leicht fühlbar durch die Finger; bei unreifen Thieren fühlt man von den Geschlechtsorganen gar nichts.

Diese hier hervorgehobenen Unterschiede sind alle äusserlich wahrzunehmen und gestatten mit Sicherheit die reifen Forellen von den unreifen zu trennen.

Mit diesen Merkmalen stimmt der Sectionsbefund vollständig überein.

Oeffnet man zu derselben Zeit während der Laichperiode und an demselben Ort gefangene reife und unreife Forellen, so findet man folgendes. Bei den reifen Thieren liegen zu beiden Seiten in der Bauchhöhle die grossen Eierstöcke mit fast reifen erbsengrossen, orangefarbenen Eiern, die Hoden als zwei weisse abgeplattete Stränge von erheblichem Umfange; bei den unreifen Weibchen sind die Eierstöcke auffallend roth, dabei kurz und dünn, aber prall, und die Eier sind

1) Nach Benecke (Handbuch der Fischzucht und Fischerei von von dem Borne, Benecke und Dallmer. Berlin 1886) gibt es „dauernd unfruchtbare Exemplare, die an kleinerem Kopf und Mund, schwächeren Flossen und fleischigerem Leibe zu erkennen sind" und die besonders geschätzt werden (p. 164). Inwiefern diese dauernd unfruchtbaren Exemplare mit den von mir im folgenden beschriebenen vorübergehend unreifen in Beziehung stehen, kann ich nicht entscheiden, da mir die ersteren nie zu Gesicht gekommen sind.

Digitized by Google

nur etwa so gross wie Mohnkörner; die Männchen haben fast fadenförmig dünne, röthlich gefärbte Hoden, auf deren Schnittfläche keine Spur von „Milch“ austritt. Am klarsten treten diese Umstände hervor, wenn man in der nachfolgenden Tabelle die Verhältnisse des Körpergewichts zum Gewicht der Geschlechtsorgane ansieht.

Tabelle I.

Verhältniss des Körpergewichts zum Gewicht der Geschlechtsorgane bei reifen und unreifen Bachforellen während der Laichzeit.

I. Reife.

Datum.	Körpergewicht.	Eierstöcke.		Hoden.		Bemerkungen.
		Gewicht.	% des Körpergewichts.	Gewicht.	% des Körpergewichts.	
1./XI. 85	215,0			3,10	1,44	
„	226,0			3,85	1,70	
26./XI. 85	201,0			2,90	1,44	Die Thiere waren bei der Besichtigung schon ausgenommen; ich konnte deshalb nur die Durchschnittszahlen von 3 Männchen ermitteln.
19./XI. 85	382,0	33,5	8,70			
„	361,0	29,0	8,69			
26./XI. 85	201,0	26,0	12,44			Durchschnittszahlen von 7 Weibchen.

II. Unreife.

Datum.	Körpergewicht.	Eierstöcke Gewicht.	Eierstöcke % des Körpergewichts.	Hoden Gewicht.	Hoden % des Körpergewichts.	Bemerkungen.
1./XI. 85	285,0			0,20	0,09	
1./XII. 85	252,0			0,20	0,08	
„	248,0			0,23	0,09	
19./XI. 85	321,0	0,82	0,26			
1./XI. 85	215,0	0,76	0,35			
26./XI. 85	201,0	0,86	0,45			Durchschnittszahlen von 3 Weibchen.

Digitized by Google

Aus dieser Tabelle ergibt sich das Gewicht der Hoden reifer zu dem unreifer Forellen auf 100 Theile Körpergewicht berechnet im Mittel = 1,53 : 0,09 = 17 : 1 und das Gewicht der Eierstöcke = 9,94 : 0,35 = 28 : 1. Oder: bei reifen Thieren betragen die Eierstöcke $^1/_{10}$, die Hoden $^1/_{65}$ des Körpergewichts, bei unreifen entsprechend nur $^1/_{286}$ und $^1/_{1111}$.

Zu den angegebenen Unterschieden kommen dann noch einige andere, die mit den angeführten in innerem Zusammenhang stehen. Bei reifen Thieren sind die Bauchdecken und Seitenmuskeln dünn und schlaff, das Fleisch ist meist weiss bis weissroth; der Tractus intestinalis ist fettfrei, das ganze Thier mager. Unreife Forellen dagegen haben festere Bauchdecken, kräftige, meist roth gefärbte Seitenmuskeln und meist starke Fettanhäufung[1]) an den appendices pyloricae und um den Darm. Es treten hier also ganz ähnliche, nur weniger stark ausgeprägte Unterschiede hervor, wie ich sie an anderer Stelle[2]) vom „Wintersalm" und „Laichsalm" angegeben habe.

Nachdem ich so festgestellt hatte, dass man reife Thiere von unreifen äusserlich mit Sicherheit unterscheiden konnte, setzten wir am 1. December 1884 den Versuch in folgender Weise an.

Beim Ausfischen der Forellenteiche in Auel wurden die unreifen Thiere abgesondert und in einen besondern Teich eingesetzt. Es waren 26 Forellen. Der Teich konnte oben mit Brettern zugedeckt werden, der Boden desselben war schlammig und bildete eine schiefe Ebene, so dass das Wasser an einer Stelle tief, an der entgegengesetzten seicht war. Der Teich wurde, wie alle andern, mit ausgezeichnet reinem Quellwasser gespeist, welches eine gleichmässige Temperatur von c. 9° hatte. Zufluss und Abfluss des Wasser waren in gewöhnlicher Weise geregelt. Die Versuchsthiere wurden wie die andern Forellen nur sehr wenig gefüttert. Die ganze Pflege der Thiere besorgte in vortrefflichster Weise

---

1) Pflüger (Ueber die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1863. p. 41) macht mit Recht darauf aufmerksam, dass durch die Zeugungsthätigkeit, die Bereitung der Keime, sehr wahrscheinlich eine bedeutende Fettmenge des Körpers consumirt wird, wie aus den Fettansammlungen bei castrirten weiblichen Individuen und bei solchen, deren Zeugungsthätigkeit aufhört, hervorzugehen scheint.

2) Barfurth a. a. O. p. 142 ff.

Digitized by Google

Herr Förster Radermacher in Auel, der für den Versuch das regste Interesse und vollstes Verständniss bewies.

Im Laufe des folgenden Jahres wurden dann in grösseren Zeitabschnitten von 2—3 Monaten einzelne der Versuchsthiere gefangen und zum Zweck der Untersuchung getödtet. Diese Untersuchung ergab bei denselben eine fortschreitende Entwicklung der Geschlechtsorgane vom unreifen zum reifen Zustande: Eierstöcke und Hoden nahmen an Umfang und Gewicht zu, wie die folgenden Gewichtsbestimmungen, die leider nur bei drei Sendungen genau angeführt werden konnten, zeigen.

Tabelle II.

Wachsthum von Hoden und Eierstöcken unreifer Forellen.

Datum.	Körpergewicht.	Eierstöcke.		Hoden.		Bemerkungen.
		Gewicht.	% des Körpergewichts.	Gewicht.	% des Körpergewichts.	
19./I. 85	240,0			0,30	0,12	Alle drei Fische sehr fett.
	212,0	1,80	0,85			
	253,0	2,10	0,83			
5./IV. 85	258,0	3,62	1,40			
	242,0	3,10	1,28			
16./VI. 85	268,0			1,65	0,62	
	252,0	5,25	2,04			

Der Gewichtszunahme entsprechend zeigten die einzelnen Eier überall ein entschiedenes Wachsthum, welches namentlich im Juli so weit vorgeschritten war, dass die Eier fast die Grösse eines Hanfkorns (1,5—2,5 mm) erreichten. Die mikroskopische Untersuchung der Hoden ergab überall fortschreitende Entwicklung der Samenelemente und namentlich bei beginnendem Wachsthum einen grossen Gefässreichthum, den His[1]) und Miescher[2]) auch beim Lachseierstock und -hoden fanden.

1) His, Untersuchungen über das Ei und die Eientwicklung bei Knochenfischen. Leipzig 1873. p. 31.

2) Miescher-Rüsch, Statistische und biologische Beiträge zur Kennt-

Digitized by Google

Anfangs December 1885 verabredete ich nun mit Herrn Radermacher die nöthigen Massregeln, um die genaue Untersuchung der noch verhandenen Versuchsthiere vorzunehmen. Es waren noch 9 Forellen da. Am 12. December reiste ich nach Auel und begann mit Herrn Radermacher und noch einem Gehülfen die Thiere aus dem Teich, dessen Wasser abgelassen war, herauszufischen. Es gelang uns trotz der scharfen Kälte, die das Wasser immer wieder mit einer Eiskruste überzog, alle Fische herauszuholen und in einen bereit stehenden Bottig zu setzen. Es fanden sich unter den 9 Forellen:

1) Vier reife Weibchen.
2) Ein reifes Männchen.
3) Vier unreife Forellen.

Ad 1) Die vier reifen Weibchen hatten einen etwas geringeren Körperumfang, als die normalen reifen Weibchen; die Eier waren aber vollständig normal; es wurde aus allen eine grössere Zahl (5—21) Eier herausgestrichen. Herr Radermacher erklärte, dass die Eier in wenigen Tagen zum vollständigen Abstreichen und Befruchten reif sein würden.

Ad 2) Das reife Männchen liess sofort beim Streichen weisses, reifes Sperma (Milch) hervorspritzen. In Form, Farbe, Grösse u. s. w. zeigte es keinen Unterschied von andern reifen Männchen.

Ad 3) Die vier unreifen Forellen waren schmaler und zeigten alle oben beschriebenen Eigenthümlichkeiten unreifer Thiere. Nach langem und kräftigem Streichen entliessen alle zunächst etwas Koth aus der Afteröffnung; dann aber zeigte sich bei zweien eine sehr auffallende Erscheinung: aus der Geschlechtsöffnung traten bei sehr starkem Streichen mehrere Schalen alter Eier und einige noch fast kuglige, aber ganz trübe Eier hervor. Ich beschloss sofort, diese Thiere genauer zu untersuchen, öffnete die Bauchhöhle und fand bei beiden ganz kleine unentwickelte Eierstöcke, wie man sie sonst bei unreifen Thieren findet, in die Eierstöcke eingebacken aber mehrere Schalen alter, nicht abgelaichter Eier. Dieser merkwürdige und für die Erklärung der „Sterilität“ höchst wichtige Befund soll später genauer erörtert werden.

---

niss vom Leben des Rheinlachses. Separatabzug aus der schweizerischen Literatursammlung zur internationalen Fischerei-Ausstellung in Berlin. 1880. p. 172.

Ich bemerke noch, dass zwischen reifen und unreifen Thieren dieselben Unterschiede hervortraten, die ich im Eingange hervorhob; die wichtigsten Merkmale waren auch hier wieder die Beschaffenheit der Urogenitalpapille, der Leibesumfang und das Verhalten beim Abstreichen.

Von den reifen Weibchen wurden zwei mit dem reifen Männchen an der Fettflosse gezeichnet und wieder eingesetzt, um später für Zuchtversuche abgestrichen zu werden. Die zwei noch übrigen unreifen Thiere wurden ebenfalls gezeichnet und wieder eingesetzt damit an ihnen festgestellt werden könne, ob sie im Laufe des folgendes Jahres reif werden oder nicht.

Das Ergebniss dieses Versuches war in jeder Beziehung schön und schlagend. Es bewies glatt und unwiderleglich, dass von den unreifen Thieren schon bis zur nächsten Laichperiode die Mehrzahl reif wird; es bewies ferner, dass eine Anzahl unreifer Thiere mindestens zwei Jahre braucht, um wieder laichreif zu werden und es wies gewissermassen mit dem Finger auf die eigentliche Ursache der vorübergehenden Unfruchtbarkeit der Bachforelle hin.

II. Die Ursache der vorübergehenden Unfruchtbarkeit bei der Bachforelle.

Das Ergebniss des im vorigen Kapitel mitgetheilten Versuches bestätigte in schlagendster Weise meine Ueberzeugung über die Ursache des vorübergehend unreifen Zustandes mancher Bachforellen, die mir eine mehrjährige Beobachtung verschafft hatte; der Versuch war die Probe auf's Exempel. Diese Ursache liegt, kurz gesagt, darin, **dass die reifen Geschlechtsstoffe in einer Laichperiode nicht abgelaicht werden.**

Nachdem ich nämlich vom December 1883 an bis jetzt die Eingeweide der Mehrzahl aller Forellen, die in Bonn verspeist wurden, untersucht habe, kann ich folgende Thatsachen mittheilen:

In jeder Laichperiode kommt eine Anzahl von Forellen nicht zum Ablaichen; das gilt für die unter natürlichen Verhältnissen im fliessenden Wasser lebende Bachforelle und — in weit stärkerem Maasse — von der in eingeschlossenen Teichen lebenden Teichforelle (Mastforelle).

Digitized by Google

Für dieses Nichtablaichen der reifen Geschlechtsstoffe giebt es verschiedene Ursachen. Zunächst ist es eine bekannte Thatsache, dass die Forelle in Gewässern mit schlammigem Untergrund überhaupt nicht ablaicht[1]); auf solchem Laichboden würden die Eier verschlammt werden und aus Mangel an frischem, sauerstoffhaltigen Wasser zu Grunde gehen; aus diesem Grunde, der auf eine merkwürdige Anpassung hinweist, laicht die Forelle nur auf reinem kiesigen Boden. Ferner ist bekannt, dass die Reife der Geschlechtsprodukte sehr ungleichzeitig erfolgt: erstreckt sich ja die Laichzeit über 3 Monate hinaus (October bis Januar); in wieweit diese Verschiedenheit durch individuelle Anlage, durch zu schlechte oder zu reichliche Ernährung bedingt wird, lasse ich hier dahin gestellt. Solche zu spät reif gewordenen Thiere werden aber in vielen Fällen nicht mehr zum Ablaichen kommen, weil entweder die Jahreszeit — Temperatur und Beschaffenheit des Wassers — zu ungünstig ist oder weil ihnen die zum Ablaichen erforderlichen Genossen des andern Geschlechts fehlen[2]); denn es ist eine durch zahlreiche Beobachtungen erwiesene Thatsache, dass zum Ablaichen der reifen Geschlechtsprodukte eine gewisse geschlechtliche Erregung nöthig ist.

Endlich kann es wohl als sicher hingestellt werden, dass manchmal mechanische Hindernisse z. B. starker Frost, Austrocknen der Gewässer u. s. w. das Ablaichen unmöglich machen.

Es gibt also eine Menge Ursachen, die uns das Nichtablaichen bei manchen Forellen erklärlich machen. Von der grössten Bedeutung für den Organismus solcher Thiere ist nun aber die Thatsache, dass das gesammte Material der nicht abgelegten Geschlechtsstoffe im Laufe des folgenden Jahres zurückgebildet und wieder aufgesogen wird.

---

1) Benecke (Die Teichwirthschaft. Berlin 1885), der beste, leider zu früh verstorbene Kenner dieser Dinge, sagt: „In den Teichen selber laicht die Forelle, obgleich sie vollreif wird, niemals, sondern sucht dazu eine Bachstrecke mit schnell fliessendem Wasser auf“ (p. 101).

2) So berichtet von dem Borne (Handbuch der Fischzucht etc. p. 277) von der Central-Fischzuchtanstalt zu Michaelstein: „Spät im December fehlt es gewöhnlich an Milch, so dass die dann gewonnenen Eier nicht mehr alle befruchtet werden können.“

Digitized by Google

Eine solche Rückbildung zurückgebliebener Eier und Samenelemente findet in kleinem Maasse auch unter normalen Verhältnissen d. h. bei abgelaichten Weibchen und Männchen statt; denn das Ablaichen ist wohl niemals so vollständig, dass nicht einzelne reife Eier und Spermareste zurückblieben. So berichtet schon His[1]) von abgelaichten Ovarien des Rheinlachses, dass einzelne „stehen gebliebene Eier hochgelbe Farbe angenommen haben und in voller fettiger Rückbildung sind.“ An den Hoden sieht man oft noch mehrere Monate nach dem Ablaichen weisse Stellen, die sich schon für's blosse Auge stark von den normalen rothen Partien abheben. Die mikroskopische Untersuchung solcher weissen Stellen zeigt, dass hier zurückgebliebenes Sperma in Rückbildung begriffen ist.

Die Rückbildung und Aufsaugung solcher kleinen Reste reifer Geschlechtsstoffe geht nun verhältnismässig sehr schnell vor sich. In den meisten Fällen findet man schon wenige Wochen nach dem Ablaichen keine Spur von Sperma mehr und von den Eiern höchstens noch einige leere, zerknitterte Eikapseln. Die Neubildung junger Geschlechtsstoffe wird desshalb durch den alten Ballast in keiner Weise beeinträchtigt und schreitet stetig vor.

Selbst von den überhaupt nicht zum Ablaichen gelangten Fischen aber gilt als Regel, dass die nicht abgelaichten Geschlechtsstoffe im Laufe der nächsten Monate ohne Schaden für den Organismus und die Geschlechtsorgane wieder aufgesogen werden. Mit diesem Vorgang geht dann die Neubildung und das Wachsthum der Eier und die fortschreitende Entwicklung der Samenelemente Hand in Hand, so dass diese Fische schon im Juni oder Juli in Bezug auf das Verhalten der Geschlechtsorgane ihren Genossen, die normal abgelaicht hatten, wieder vollständig gleichstehen.

Für eine kleinere Zahl solcher Forellen aber gilt diese Regel nicht mehr. Bei diesen nimmt die Rückbildung und Aufsaugung der alten Geschlechtsstoffe die Organe so in Anspruch, dass sie beim Beginn der nächsten Laichperiode noch nicht vollendet ist. Bei solchen Thieren ist aber dementsprechend die Ausbildung der neuen, jungen Geschlechtsstoffe so zurückgeblieben, dass sie in der be-

1) His a. a. O. p. 33.

treffenden Laichperiode nicht fortpflanzungsfähig sind, sondern unreif („steril") erscheinen.

Denn es kann nach meinen Beobachtungen, die ich ausführlicher im nächsten Kapitel mittheilen werde, keinem Zweifel unterliegen, dass die nothwendige Resorption grosser Mengen von Eiern und Sperma die Ausbildung neuer Geschlechtsstoffe ganz ausserordentlich beeinträchtigt und in gewissen Fällen unmöglich macht. An einer sehr grossen Zahl von Eierstöcken und Hoden habe ich mich überzeugt, dass die Rückbildung alter Geschlechtsstoffe im umgekehrten Verhältniss zur Ausbildung neuer Eier und neuen Spermas steht; die neuen Geschlechtsstoffe werden gewissermassen erstickt durch den Ballast des zu resorbirenden alten Materials.

In sehr schlagender Weise wird das Gesagte illustrirt durch die Darstellung einiger Forelleneierstöcke, die ich photographiren liess und die nach den Photographien auf Tafel VII Fig. 1—3 lithographirt sind. Alle drei Eierstöcke stammen von Teichforellen, die am 8. Oktober 1885, also schon während der Laichzeit, gefangen waren. Es waren schwere Thiere, wie fast alle Teichforellen; sie wogen 1340,0, 1262,0 und 1310,0; die photographirten Eierstöcke entsprechend 28,0, 34,0 und 39,0. Der erste Eierstock (Fig. 1) ist durchaus normal; er hat eine frischrothe Farbe, ein festes Gefüge, enthält kein einziges zurückgebliebenes Ei der vorigen Laichperiode und zeigt fast lauter gleich grosse, in kräftigem Wachsthum begriffene Eier [1]) von der Grösse eines starken Hanfkornes (c. 2,5 mm). In 6—8 Wochen werden alle Eier reif sein.

In Fig. 2 sehen wir gewissermaassen den Kampf zwischen dem alten Ballast und den jungen Eiern dargestellt, in welchem aber die letzteren höchst wahrscheinlich siegen werden. Das bindegewebige Gerüst des Eierstockes ist noch gelockert, auf den einzelnen Septen sitzen neben jungen Follikeln alte in Rückbildung begriffene; es ist aber nicht zu verkennen, dass der frische Nach-

1) Alle diese Angaben beziehen sich natürlich auf das makroskopische Aussehen; ich weiss sehr wohl, dass ausser diesen „Abiturienten", wie His sagt, noch mehrere Generationen von Eiern vorhanden sind. Auch möge man keinen Anstoss daran nehmen, wenn ich in dieser mehr allgemein biologischen Darstellung den Ausdruck „Ei" manchmal einfach statt „Follikel" gebrauche.

Digitized by Google

wuchs überall die Oberhand hat, so dass dieser Eierstock in 3—4 Monaten wohl noch laichreif werden wird.

Fig. 3 stellt uns einen Eierstock dar, in dem die ungeheure Menge der zurückgebliebenen Eier des Vorjahres den jungen Nachwuchs geradezu erstickt hat. Der Eierstock hat ein eigenthümliches greisenhaftes Aussehen. Die alten Follikel sitzen wie schlaffe Säcke an den Bindegewebsfalten und lassen nur hier und da ein ganz kleines junges Ei aufkommen. Das ganze Organ ist blutlos, weissgrau. Die vollständige Aufsaugung der alten Follikel kann für diese Laichperiode nicht mehr bewerkstelligt werden und die jungen Eier können unmöglich noch zur Reife gelangen: dieser Eierstock wird in dieser Laichperiode, etwa im Januar, unreif erscheinen und es vielleicht auch noch im nächsten Jahre bleiben.

Die von mir aufgedeckte Ursache der vorübergehenden Unfruchtbarkeit bei der Bachforelle macht auch eine merkwürdige Erscheinung verständlich, die schon lange bekannt, aber unerklärlich war. Das ist die Thatsache, dass die Weibchen unter den unreifen Thieren die grosse Mehrzahl bilden. So fand ich in der letzten Laichperiode 1885 unter vier Forellensendungen von der Ahr an die Bonner Fischhändler Herren Brenner und Busch:

Datum	unreife Weibchen	unreife Männchen
1./II. 85	1	1
19./II. 85	1	0
26./II. 85	3	1
16./XII. 85	3	0
12./XII. 85 in Auel	6	1

Es ist ja nun klar, dass für eine zuverlässige Bestimmung des Zahlenverhältnisses zwischen den beiden Geschlechtern viel mehr Zahlen gesammelt werden müssten; man sieht aber aus den angegebenen Ziffern deutlich, dass das Ueberwiegen der Weibchen ganz auffallend ist. Etwas ganz Aehnliches findet man, nebenbei gesagt, beim unreifen Rheinlachs (Wintersalm), bei dem die Ueberzahl der Weibchen noch viel grösser ist, als bei der Forelle.

Diese Thatsche erklärt sich nun auf Grund des Mitgetheilten sehr einfach. Je grösser das zu resorbirende alte Material ist, desto mehr wird dem Organismus und dem betreffenden Organ zu-

Digitized by Google

gemuthet und desto schwerer wird das Organ zur Ausübung seiner ungestörten eigentlichen Thätigkeit gelangen. Da nun bei reifen Forellen der Hoden nur etwa $^1/_{60}$, der Eierstock dagegen etwa $^1/_{10}$ des ganzen Körpergewichts beträgt, so muss die Wiederaufsaugung des Spermas viel rascher und leichter möglich sein, als die des sechsmal schwereren Eimaterials, und wir werden desshalb viel mehr vorübergehend unreife Weibchen zu erwarten haben als Männchen. Dazu kommt dann noch, dass die ausserordentlich widerstandsfähigen Eikapseln[1]) der Wiederaufsaugung ganz ungewöhnliche Schwierigkeiten entgegensetzen, weshalb dieselben denn auch am längsten — bis zu zwei Jahren! — den Eierstock belasten und die Ausbildung junger Eier erschweren.

Es wurde oben hervorgehoben, dass von den überhaupt nicht zum Ablaichen gelangten Forellen die Mehrzahl dennoch die zurückgebliebenen Geschlechtsstoffe wieder aufsaugt und zur rechten Zeit neue Eier und neues Sperma heranbildet, so dass verhältnissmässig nur wenige Thiere in der nächsten Laichperiode unreif erscheinen.

Man kann nun die Frage aufwerfen: Warum gelingt es den letzteren Thieren nicht so gut, wie den übrigen, den alten Ballast zu resorbiren und neue Geschlechtsstoffe für die nächste Laichperiode zu bilden?

Eine der Ursachen dieser Thatsache mag wohl wieder in einer „individuellen Anlage“ zu suchen sein. Unter den Forellen gibt es sicherlich, wie unter den Thieren anderer Species, Individuen mit kräftigem und andere mit schwächerem Geschlechtsvermögen. Die Geschlechtsorgane der ersteren werden desshalb mancher Leistungen fähig sein, die für die andern unmöglich sind; letztere liefern dann die Candidaten für die vorübergehende Unreife in einer Laichperiode.

Die Hauptursache sehe ich aber in der Art der Ernährung. Die nicht abgelegten Geschlechtsstoffe bilden einen unge-

1) Nach Miescher (His a. a. O. p. 4) bestehen die Kapseln aus einer unlöslichen Eiweissmodification, geben intensive Millon'sche und Xanthoproteinreaction, widerstehen der Einwirkung einer 2 % Kalilösung bei 40°, dabei glasig durchsichtig werdend, und lösen sich nur allmählich durch eine 10 % bei 70—80°; dagegen sind die Kapseln verdaulich und liefern eine zuckerfreie Peptonlösung; sie enthalten 0,76 % Schwefel und nur verschwindende von anhaftender Dotterrinde ableitbare Spuren von Phosphor.

Digitized by Google

heuren Vorrath der besten Nährstoffe für den Organismus. Es ist klar, dass bei kärglicher und mässiger Ernährung dieser Vorrath schneller aufgebraucht wird, als bei reichlicher Zufuhr. Die Ernährung muss also der für die Resorption am meisten in's Gewicht fallende Factor sein.

Dies wird bestätigt durch die Erfahrung, dass bei den reichlich genährten Teichforellen die Resorption viel langsamer und unvollständiger vor sich geht, als bei der im Bache lebenden Forelle, die allen Unbilden des Kampfes um's Dasein ausgesetzt ist. Während ich bei letzteren nur in wenigen Fällen die Rückbildung alter Geschlechtsstoffe feststellen konnte, fand ich bei jeder Sendung von Teichforellen Exemplare, deren Eierstöcke und Hoden durch Resorption in Anspruch genommen waren. Dies liegt nun freilich zum Theil daran, dass die Teichforelle ja überhaupt nicht ablaicht, während bei der Bachforelle das jährliche Ablaichen die Regel bildet; ausserdem habe ich hier in Bonn die Bachforelle in grösseren Mengen nur während der Laichzeit untersuchen können, da nur in dieser Periode die Bachforellen in grösserer Zahl gefangen werden, während das ganze übrige Jahr hindurch fast nur Teichforellen auf die Tafel kommen.

Der schädliche Einfluss, den die Wiederaufsaugung alter Geschlechtsstoffe auf Eierstöcke und Hoden und die Entwicklung jungen Nachwuchses ausübt, erstreckt sich in vielen Fällen nur auf ein Jahr: es wird eine Laichperiode übersprungen und dann ist die Function der Geschlechtsorgane wieder hergestellt. In manchen Fällen aber macht sich dieser schlimme Einfluss auf zwei Jahre oder gar für's ganze Leben geltend. Unter den 9 Versuchsforellen in Auel, von denen ich im Eingange berichtet habe, fanden sich zwei mit unentwickelten Eierstöcken und mehreren noch nicht resorbirten alten Eiern. Diese Thiere waren im December des Vorjahres als unreif eingesetzt und sie waren es auch in dieser Laichperiode geblieben; sie waren also für zwei Laichperioden unfähig zur Fortpflanzung und hätten sich wohl erst bis zur dritten wieder ganz erholt.

Es ist aber sicher, dass sich durch die erwähnten Uebelstände eine dauernde Unfruchtbarkeit herausbilden kann. Am 10. Januar 1886 bekam ich die Eierstöcke einer Teichforelle zur Untersuchung, die so sonderbar aussahen, dass ich zuerst zweifel-

Digitized by Google

haft war, ob ich überhaupt echte Eierstöcke vor mir habe. Die Forelle war schwer (1315,0) und ausserordentlich fett. In der Bauchhöhle lagen etwa 200 reife Eier aus der letzten Laichperiode, die der Resorption verfallen sollten. Die Eierstöcke bildeten verhältnissmässig grosse, schwammige Lappen, in denen ausser einigen frischen Eiern des letzten Jahres noch mehrere alte Eier der vorletzten Laichperiode eingegraben waren. Die Farbe der Eierstöcke war weisslich, sie enthielten viel Fett und fühlten sich an wie Waschleder; ganz junge Eier waren mit blossen Augen fast gar nicht zu sehen. Ich habe Stücke dieser Eierstöcke gehärtet und mikroskopisch untersucht: In manchen Schnitten fanden sich einige wenige junge Eier, zuweilen ohne Keimbläschen, in vielen Schnitten fand sich aber überhaupt kein junges Ei; das Ganze erwies sich als aus Bindegewebe bestehend, in dem sich sehr viele Kerne, wenig Gefässe und noch weniger junge Eier fanden. Diese Eierstöcke waren also in voller bindegewebiger Entartung und wahrscheinlich schon von der nächsten Laichperiode an dauernd steril.

Der schädigende Einfluss des Nichtablaichens auf die Geschlechtsorgane macht sich aber noch in einer andern, für die Fischzucht ausserordentlich wichtigen Thatsache geltend. Das ist die Erfahrung, dass die zur Reife gelangten Geschlechtsproducte solcher Forellen, die nicht regelmässig jedes Jahr ablaichen, zur Fortpflanzung der Art wenig oder gar nicht geeignet sind. Hier ist die Praxis einmal wieder der Theorie voraufgeeilt. Herr Professor von la Valette St. George theilt mir mit, dass er seit langen Jahren zum künstlichen Ablaichen nur echte Bachforellen, keine Teichforellen verwenden lässt, weil die Eier der ersteren sich viel besser entwickelten. Benecke[1]) sagt: „Die Mastforellen (Teichforellen, Ref.) sind, obgleich sie grosse Mengen von Eiern produciren, zur Laichgewinnung nicht geeignet, da ihre Eier sich bei weitem nicht so gut entwickeln, wie die von ungemästeten Fischen. Zur Laichgewinnung sollten in den Forellenzuchtanstalten immer nur die in Bächen oder in Streckteichen unter natürlichen Verhältnissen sich nährenden Fische benutzt werden."

1) Benecke, Die Teichwirthschaft. p. 101.

Es ist allerdings wahrscheinlich, dass auch die allzu reichliche Ernährung direkt schädlich auf die Zeugungskraft wirkt. So berichtet von dem Borne von der Central-Fischzuchtanstalt zu Michaelstein, dass die für die künstliche Zucht bestimmten Forellen nicht gefüttert werden (a. a. O. p. 278). Dahin gehören auch die Thatsachen, dass die zur Fortpflanzung unbrauchbaren Mastforellen ungeheuer fett sind, dass die ausserordentlich fetten, vorübergehend unfruchtbaren Wintersalme eines langen Fastens im Rhein bedürfen, um fortpflanzungsfähig zu werden. An Analogien bei andern Thieren fehlt es nicht. Herr Professor Dr. Werner an der landwirthschaftlichen Akademie Poppelsdorf hatte die Güte, mir aus seinen langjährigen Versuchen an Rindern, soweit sie diesen Punkt betreffen, folgende interessanten Mittheilungen zu machen.

1) Ist ein Rind durch Vererbung frühreif veranlagt, so kann es durch Fütterung mit voluminösem (eiweissarmen) Futter spätreif gemacht werden.

2) Ist umgekehrt ein Rind spätreif veranlagt, so kann man es durch reichliche Fütterung mit nahrhaften Stoffen zur Frühreife bringen. Solche durch Fütterung frühreif gemachten Kühe brachten es aber nur bis zum 3. Kalbe!

3) Sehr fette Rinder rinderten fortwährend, concipirten aber nicht.

4) Fette Mütter verkalben leicht und bringen kleine Kälber zur Welt.

5) Alle Mastrassen sind wenig fruchtbar; bei zur Fettsucht veranlagten und dabei gut genährten Rindern stellte sich Unfruchtbarkeit ein.

6) Von der ungarischen Steppenrasse berichtet Werner[1]), dass sie sich bei ärmlicher und rauher Haltung nur sehr langsam entwickelt, aber ausserordentlich fruchtbar ist; „es fallen 83 bis 88 % an Kälbern, demnach nur 12 bis 17 % der Kühe gelte bleiben."

7) Ein Kalb der kleinen Westerwälder Rasse wurde durch reichliche Ernährung sehr kräftig, gross und über 100 Kg. schwerer

---

1) Werner, Die Landwirthschaft auf der allgemeinen Landesausstellung zu Budapest 1885. Landwirthschaftliche Jahrbücher. 1885. Berlin. p. 778.

Digitized by Google

als die Mutter; es brachte aber nach der ersten Belegung ein kleines Kalb zur Welt und war dann überhaupt nicht mehr trächtig zu bekommen.

8) Von zur Mast bestimmten Hühnern berichtet mir derselbe Gewährsmann, dass dieselben nicht mehr castrirt, sondern dass die Eierstöcke durch übermässige Ernährung zur fettigen Entartung gebracht werden.

Wir haben also in allen angezogenen Fällen das Princip, dass Mästung und Fruchtbarkeit in entgegengesetztem Verhältniss zu einander stehen; das übermässige Wohlleben des Individuums verdirbt die Art.

Es ist nun in Bezug auf die vorübergehende Unfruchtbarkeit der Forelle sehr wahrscheinlich, dass zwischen dem Nichtablaichen reifer Geschlechtsstoffe und allzu reichlicher Ernährung ein innerer physiologischer Zusammenhang besteht und zwar so, dass es sich in beiden Fällen um eine Ueberladung der Geschlechtsorgane mit Fett handelt. Ueber diesen Punkt werde ich noch weitere Versuche anstellen.

III. Die Rückbildung nicht abgelaichter Geschlechtsstoffe bei der Bachforelle.

Die regressive Metamorphose von Eierstocksfollikeln ist seit sehr langer Zeit (Swammerdam) und in fast allen Thierklassen[1]) beobachtet worden. Da A. von Brunn[2]) die reiche Literatur über diesen Gegenstand in neuester Zeit zusammengestellt hat, so begnüge ich mich mit dem Hinweis auf diese Zusammenstellung.

Was speciell die Fische angeht, so hat schon Rathke[3]) auf das Zugrundegehen halb entwickelter Embryonen von Blennius viviparus aufmerksam gemacht (1824). Später haben Balfour[4]),

1) Vgl. Waldeyer, Eierstock und Nebeneierstock. Stricker's Handbuch. p. 573.

2) A. von Brunn, Die Rückbildung nicht ausgestossener Eierstockseier bei den Vögeln. In der Festgabe an J. Henle. Bonn 1882. p. 1 ff.

3) Rathke, Ueber die Geschlechstheile der Fische. Neueste Schriften der naturf. Gesellschaft zu Danzig. Halle 1824. p. 181.

4) Balfour, On the structure and development of the vertebrate ovary. Quat. Journal of mikr. sc. New Series. Vol. XVIII. 1878.

Digitized by Google

His[1]), Brock[2]), Miescher[3]), Owsjannikow[4]) u. A. über Resorption von Eiern im Eierstock berichtet.

Es gibt nun sicherlich unter den Fischen — und vielleicht unter den Thieren überhaupt — kein Objekt, an dem die Rückbildung von Formelementen und ganzen Organen so auffallend und so leicht zu beobachten ist, als die Teichforelle. Der Fischzüchter liefert ohne es zu wollen und auch wohl ohne es zu wissen in diesen Thieren fertige Versuchsobjekte, an denen die physiologischen und anatomischen Veränderungen bei der Rückbildung sofort studirt werden können.

Damit soll keineswegs gesagt sein, dass das eigentliche Studium leicht sei; so leicht man auch makroskopisch und im Groben diese Vorgänge beobachten kann, so schwierig ist die feinere Untersuchung der histologischen und chemischen Veränderungen, die hierbei auftreten. Ich bin mir desshalb sehr wohl bewusst, dass meine Mittheilungen lückenhaft sind, aber ich will aus verschiedenen Gründen die Veröffentlichung nicht weiter hinausschieben.

A. Die Rückbildung von Eierstocksfollikeln.

Bei aufmerksamer Untersuchung findet man das ganze Jahr hindurch bei einzelnen Teichforellen — seltener bei Bachforellen — ausgereifte, aber nicht ausgestossene Eier, entweder frei in der Bauchhöhle liegend oder noch in Verbindung mit dem Eierstock. In einem Falle fand ich zwei Kapseln solcher Eier fest mit der Leber verwachsen, in einem andern waren mehrere Eireste sogar mit dem Darm verlöthet. Den Fischern ist diese Thatsache sehr wohl bekannt: sie nennen diese Eier „verdorbene Eier"[5]), wissen aber über den Ursprung derselben nichts anzugeben.

---

1) His, Untersuchungen über das Ei etc. p. 18, 33 und 35.

2) Brock, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Morphol. Jahrbuch. Bd. IV. 1878. p. 524. Anmerk. p. 525, 565.

3) Miescher a. a. O. p. 215.

4) Owsjannikow, Studien über das Ei, hauptsächlich bei Knochenfischen. Mémoires de l'académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. T. XXXIII. No. 4. 1885. p. 9. Tafel II. Fig. 17.

5) Ob die „todten Eier", die Herr Glaser bei Lachsen fand, und deren Entstehung er Verletzungen des Thieres oder seines Ovariums zuschreibt, mit

Digitized by Google

Ich habe in den Jahren 1884—86 zahlreiche Notizen über das Vorkommen solcher alten Eier gesammelt[1]. Um durch ausführliche Mittheilung der Protocolle nicht zu ermüden, stelle ich die charakteristischsten Befunde in möglichster Kürze in der nachfolgenden Tabelle III zusammen.

Zu den Gewichtszahlen bemerke ich vorher folgendes. In vielen Fällen waren die Fische schon ausgenommen, wenn ich die Untersuchung vornahm und ich konnte nur das Durchschnittsgewicht bestimmen. Das Gewicht der Eierstöcke ist in manchen Fällen aus gutem Grunde nicht bestimmt. Denn wenn ein Eierstock neben jungen Eiern zahlreiche Eier der vorigen Laichperiode behalten hat, so hat eine Gewichtsbestimmung des ganzen Organs gar keinen wissenschaftlichen Werth; in den meisten Fällen habe ich aber das Gewicht angegeben, damit der Leser eine bessere Vorstellung von der Grösse des Organs in den einzelnen Beobachtungen gewinnen könne.

(Siehe Tabelle III p. 148—149.)

In der Tabelle fallen die Beobachtungen IX, XII und XVIII zunächst in die Augen: Das Gewicht der alten Eier beträgt c. $^1/_{10}$ bis $^1/_7$ des ganzen Körpergewichts und zwar in den Monaten Mai und October! Welche Arbeit dem Eierstock und dem ganzen Körper durch die Resorption solcher Massen zugemuthet wird, ist an sich klar; ebenso ist klar, dass der Octobereierstock in der betreffenden Laichperiode — die ja schon im October beginnt — nicht mehr mit der Ausbildung neuer Eier fertig werden kann; der Fisch ist für dieses und vielleicht auch für das nächstfolgende Jahr unfruchtbar. Dasselbe gilt für die unter XIX erwähnte dritte Forelle, von der schon früher ausführlicher gesprochen wurde.

Beobachtung XX beweist, dass die Resorption unter Umständen 2—3 Jahre in Anspruch nehmen kann.

Beobachtung I und XI zeigen, dass wiederholtes Nichtablaichen bindegewebige Entartung und damit dauernde Sterilität zur Folge haben kann.

---

diesen „verdorbenen Eiern“ identisch sind, kann ich natürlich nicht entscheiden; es wäre mir sehr interessant das zu wissen (His a. a. O. p. 11. Anmerk.).

1) Für die gütige Zuwendung des Materials sage ich den Herren Brenner und Busch, Fischereibesitzern in Bonn, meinen herzlichen Dank.

Digitized by Google

Tabelle III.

Beobachtungen über das Vorkommen nicht abgelaichter Eier bei Bach- und Teichforellen.

No.	Datum.	Thier.	Gewicht der Thiere.	Gewicht der Eierstöcke.	Bemerkungen über Eierstöcke und nicht abgelaichte Eier.
I.	10./I. 86	2 Teichforellen	1125,0 durchschnittl.		Eier nicht abgelaicht; einige Hundert frei in der Bauchhöhle, andere noch im Eierstock; viele leere Eikapseln, viele Eier trübe. Beide Eierstöcke eines Thieres in bindegewebiger Entartung.
II.	22./II. 84	Teichforelle	385,0	21,0	Alle Eier noch im Eierstock, nicht abgelaicht.
III.	20./III. 84	„	950,0	6,2	Eierstöcke schlaff. In jedem Eierstock ein grosses, altes, noch nicht resorbirtes Ei; junge Eier mohnkorngross (0,2 bis 0,5 mm).
IV.	31./III. 84	„	825,0	5,3	In jedem Eierstock ca. 20 alte Eier in Resorption.
V.	21./IV. 84	Bachforelle	312,0	5,0	Alle Eier reif, aber nicht abgelaicht, noch im Eierstock, weisslich, trübe.
VI.	26./IV. 85	2 Teichforellen	850,0 durchschnittl.		In der Bauchhöhle der einen ca. 100 Eier, in einem Eierstock der anderen Forelle ca. 50 nicht abgelegte Eier. Zwei alte Eier in die Leber eingewachsen.
VII.	24./V. 85	3 „	1100,0 durchschnittl.		Etwa $^1/_4$ der Eierstöcke aus alten Eiern.
VIII.	„	1 „	1100,0	4,65	In jedem Eierstock mehrere alte Eier; junge Eier 0,5 bis 1,0 mm.
IX.	„	1 „	1352,0	171,0 (!)	Gar nicht abgelaicht, Eier blass, trübe, einzelne eingefallen, von anderen nur noch die Kapseln; junge Eier 0,2—0,5 mm.

Digitized by Google

X.	30./V. 85	1 „	260,0	2,35	In jedem Eierstock 3 alte Eier, sonst lauter junge, mohnkorngrosse Eier (0,2—0,6 mm).
XI.	„	1 „	269,0		Keine alten Eier, aber Eierstöcke sehr schlaff, matsch, auffallend reich an Bindegewebe. Junge Eier sehr klein (0,1—0,4 mm).
XII.	„	1 „	324,0	**44,5** (!)	Eierstöcke nicht abgelaicht, fast ganz unversehrt. Follikel aussen überall in Rückbildung; von vielen Eiern nur die leeren Kapseln Eier gelbweiss, dazwischen sehr kleine junge Eier. Thier sehr fett.
XIII.	8./VI. 85	1 „	?	6,0	Eine sehr grosse Menge alter Eier losgelöst im Gewicht von 20,5; sie lagen frei in der Bauchhöhle.
XIV.	31./VII. 84	1 „	1020,0	16,0	In jedem Eierstock zahlreiche Eier in Resorption.
XV.	9./VIII. 85	Bachforelle	875,0	7,4	In beiden Eierstöcken zahreiche Eier in Rückbildung. Junge Eier fast hanfkorngross (ca. 1,5 mm). Thier sehr fett.
XVI.	10./VIII. 84	Teichforelle	?		Ein Drittel der beiden Eierstöcke besteht aus alten Eiern; junge Eier hanfkorngross.
XVII.	9./IX. 85	3 „	1350,0 durchschnittl.	51,0 65,0 71,0	Eierstöcke gross, schlaff. In allen dreien eine grosse Menge alter Eier in verschiedenen Stadien der Resorption. Junge Eier im grössten 1,5—2,5 mm, in den beiden andern 0,4 bis 1,0 mm.
XVIII.	7./X. 85	1 „	1320,0	**125,0** (!)	Die Eierstöcke bestehen fast ganz aus nicht abgelegten Eiern der vorigen Laichperiode!
XIX.	8./X. 85	3 „	1340,0 1262,0 1310,0	58,0 62,0 74,0	Von diesen Eierstöcken ist je einer auf Tafel VII Fig. 1—3 nach der Photographie dargestellt und auf p. 139 beschrieben.
XX.	12./XII. 85	2 Bachforellen (Auel).	218,0 durchschnittl.	1,5	In allen Eierstöcken mehrere 2 Jahre alte, noch nicht resorbirte Eikapseln. Bei einem Thier waren mehrere Eireste in die Darmwand eingewachsen. Junge Eier 0,2—0,8 mm.

Digitized by Google

Indem ich nun dazu übergehe, die Vorgänge bei der Rückbildung nach meinen Beobachtungen genauer zu schildern, hebe ich zunächst hervor, dass man nach His (a. a. O. p. 1) am unbefruchteten reifen Salmonidenei folgende Theile unterscheidet:

1) Die Eikapsel (mit der Mikropyle).

2) Den Keim (Keimscheibe) oder Hauptdotter und

3) Die Rindenschicht nebst Dotterflüssigkeit } zusammen den Nebendotter bildend.

So lange das Ei sich im Eierstock befindet, liegt es in einer bindegewebigen Hülle, der Follikelhaut, die sich vom Grundgewebe des Eierstocks herleitet. Zwischen Follikelhaut und Ei, also auf der Eikapsel, liegt eine feine, normaler Weise wohl nur aus einer Zellschicht bestehende Haut, die Membrana granulosa. Auf die zahlreichen, die einzelnen Eitheile betreffenden, zum Theil noch strittigen Fragen gehe ich hier absichtlich nicht ein, weil ich hoffe, meine Beobachtungen darüber später im Zusammenhang mittheilen zu können. Ich schildere jetzt die Vorgänge bei der Rückbildung.

Ein grob-mechanisches Platzen der reifen, entweder in der Bauchhöhle oder noch in ihren Follikeln am Eierstock befindlichen alten Eier kommt wahrscheinlich gar nicht vor[1]. Man findet aber sehr bald nach Beginn der Rückbildung — schon im Januar — fast leere Eikapseln. Rollt man ein solches fast leeres Ei zwischen den Fingern, so überzeugt man sich, dass die ungemein feste Kapsel an keiner Stelle eine Oeffnung hat, durch die beim Druck der Dotterrest austreten könne. Da trotzdem aber der Eiinhalt zum grössten Theil verschwunden ist, so bleibt nur die Annahme übrig, dass sich derselbe durch die mikroskopischen Kanälchen der Eikapsel einen Ausweg gesucht hat; die Mikropyle scheint dabei keine Rolle zu spielen.

Auffallend ist nun, dass die meisten Eier viele Monate hindurch — oft bis Juli und August — kuglig und sogar ziemlich prall bleiben. Diese Eier sind dann aber alle gelb bis weiss,

1) Beim künstlichen Ausbrüten von Forellen- und Lachseiern bemerkt man ein solches Platzen ziemlich häufig; es tritt dabei immer eine erhebliche Menge Dotter aus — ein Beweis, dass die Kapsel einer bedeutenden Spannung ausgesetzt ist. Vgl. His a. a. O. p. 19. Anmerk. Die Fischzüchter wissen, nebenbei bemerkt, dass solche Eier und Dottermassen sorgsam entfernt werden müssen, um das Verpilzen der Brut zu verhüten.


Digitized by Google

statt orange, der Inhalt ist getrübt und zeigt an einer Stelle eine noch stärker getrübte Scheibe: die dem Untergang verfallene Keimscheibe. Alle diese Eier befinden sich, wie schon His bemerkte (p. 33), in fettiger Rückbildung. Härtet man solche Eier in Flemming'scher Mischung (Osmium-Chrom-Essigsäure)[1]) und untersucht mikroskopische Schnitte solcher Präparate, so findet man die Eikapsel ganz unversehrt, zuweilen noch mit der Granulosa versehen, die Porenkanäle deutlich, an Zahnbeinröhren erinnernd; der geronnene, oft zerklüftete, homogen oder feinkörnig erscheinende, gelbliche Inhalt ist von einer ungeheuren Zahl grösserer und kleinerer Hohlräume durchsetzt, in denen Fetttheilchen in jeder Form und Grösse eingelagert sind; vom Keimbläschen ist meist nichts mehr zu finden.

Man hat nun bekanntlich seit längerer Zeit den Leukocyten eine wichtige Rolle bei der Resorption zugeschrieben. Für die Auflösung von Eiern und Spermatozoen speciell hat Schneider[2]) denselben eine active Bedeutung zugemessen. Bei Aulostomum sah er, dass die Wanderzellen zu acht und mehreren durch die Dotterhaut eindrangen, wenn sich bei den Eiern der Dotter von der Dotterhaut zurückgezogen hat. Ausser diesem Untergang reifer Zellen durch Wanderzellen findet nach Schneider bei Hirudineen ein Untergang von Eiern durch fettige Degeneration statt. — Von fast allen andern Forschern aber wird, soviel ich sehe, den Leukocyten bei der Rückbildung von Geschlechtsstoffen nur eine secundäre Bedeutung zugeschrieben. Die Rückbildung des Säugethierfollikels wird nach den Beobachtungen der zuverlässigsten Forscher[3]) durch einen Schwund der Granulosa-

---

1) Flemming, Mittheilungen zur Färbetechnik. Zeitschrift f. wissensch. Mikroskopie. Bd. I. 1884. p. 349. Ich habe nach Flemming's Vorschrift verwandt:

Chromsäure 1 %	375,0
Osmiumsäure 2 %	100,0
Eisessig	25,0
	500 CC.

Das weitere Verfahren sehe man bei Flemming a. a. O.

2) Schneider, Ueber die Auflösung der Eier und Spermatozoen in den Geschlechtsorganen. Zool. Anzeiger. 1880. p. 19 ff.

3) Die Literatur über diesen Gegenstand sehe man bei von Brunn a. a. O. p. 7—8. Auch Schulin (Zur Morphologie des Ovariums. Dieses

Digitized by Google

zellen eingeleitet, wobei nach Wagner[1]) vorher eine starke Vermehrung dieser Zellen stattfand. Dasselbe berichtet v. Brunn[2]) von dem in Rückbildung begriffenen Vogeleierstocksfollikel; dabei tritt an letzterem eine Verdickung der Follikelwand und eine Zerklüftung des Dotters auf; zugleich mit oder nach dem Zugrundegehen der Granulosazellen findet eine Einwanderung weisser Blutkörperchen in den Dotter statt, wie es unter ähnlichen Umständen auch am Säugethierfollikel beobachtet wurde.

Ich habe nun bei den der Resorption verfallenen Forelleneiern ganz besondere Aufmerksamkeit auf etwa einwandernde oder eingewanderte weisse Blutkörperchen verwandt, habe sie aber mit Sicherheit nur in wenigen, und zwar den letzten Stadien der Rückbildung nachweisen können. Damit soll nun nicht gesagt sein, dass eine Einwanderung dieser Elemente in andern Stadien nicht vorkommt, wohl aber will ich damit sagen, dass sie für die Rückbildung nicht die Bedeutung haben kann, die ihr manche Beobachter zuzuschreiben geneigt sind.

Oben berichtete ich schon über den Befund an solchen Eiern, die im Beginn der Rückbildung stehen (Januar). Ich habe dann Eier in vorgerückten Stadien der Resorption (Juni, Juli) untersucht und an ihnen gefunden, dass der Eiinhalt abgenommen hatte und die Eikapsel in Folge dessen faltig geworden war, dass die fettige Entartung ihren Fortgang nahm und daneben vielfach Schleim auftrat, aber ich habe auch in solchen Eiern keine Leukocyten nachweisen können.

Archiv. Bd. XIX. p. 442 ff.) hat ausführliche und klare historische Mittheilungen gegeben. Ueber Pflüger's besonders wichtige und eigenartige Beobachtungen werde ich später berichten.

1) G. R. Wagener, Bemerkungen über den Eierstock und den gelben Körper. Archiv f. Anat. u. Phys. 1879. p. 186.

2) A. a. O. p. 7. Man sehe noch besonders die sehr treffenden Bemerkungen p. 6: Aus diesem unregelmässigen Vorkommen der weissen Blutkörperchen ist zu schliessen, „dass sie bei der Resorption des Vogeleies nur eine Nebenrolle spielen: Keinenfalls leiten sie die Resorption ein, sondern dringen nur, vielleicht sie befördernd, in das todte sich rückbildende Ei ein wie in einen beliebigen Fremdkörper.“ Aehnliches gilt nach ihm von der Thätigkeit der weissen Blutkörperchen bei der Resorption des Säugethiereies und von der von Schneider beschriebenen Auflösung der Eier der Hirudineen.

Digitized by Google

Ich untersuchte dann endlich Eier, die schon 2 Jahre lang der Resorption unterlagen und von denen nicht viel mehr als die Eikapsel vorhanden war. Die Objecte entstammten den früher erwähnten Versuchsforellen aus Auel; sie wurden gleich nach Eröffnung der Bauchhöhle in Flemming'sche Mischung, in absoluten Alkohol und in Müller'sche Flüssigkeit gebracht und später untersucht. Die Eireste waren zum Theil in den ganz kleinen Eierstock eingebacken und von jungen mohnkorngrossen Eiern umwachsen. Die Objecte wurden in Celloidin eingebettet, mit dem Mikrotom geschnitten und die Schnitte in Haematoxylin und Alauncarmin gefärbt. Diese Schnitte lieferten sehr interessante und lehrreiche Bilder; einen Theil eines solchen Schnittes habe ich auf Tafel VII Fig. 9 dargestellt. Man sieht links die vielfach gefaltete Kapsel eines zurückgebliebenen Eies. Es fällt zunächst auf, dass die Kapsel keine Streifung mehr zeigt, sondern homogen geworden ist. Der Rest des Eiinhalts zeigt zerklüftete, schollige, vielfach glänzende Massen; dicht an der Kapsel finden wir eine feinkörnige, dem ursprünglichen Hauptdotter ähnliche Substanz. In den Hohlräumen und auch in den Dotterresten erblickt man überall schwach glänzende, sich in Haematoxylin blau färbende Kugeln, die ich für Mucintropfen (m) halte; da das Präparat in absolutem Alkohol gelegen hatte, ist das Fett ausgezogen. Höchst interessant ist nun, dass man innerhalb der rings geschlossenen faltigen Eikapsel selber kein einziges weisses Blutkörperchen erblickt, während sie überall **um** die Kapsel in allen Einbuchtungen massenhaft zu finden sind (l. c.) Will man also annehmen, dass diese Leukocyten sich an der Fortschaffung des Eiinhalts betheiligen, so muss man ihnen hier die Rolle von Wegelagerern zuschreiben, die zum Eindringen und Plündern zu schwach sind, aber vorbeikommendes Material wegschnappen.

Ich bemerke noch, dass auch das ganze Stroma des Eierstockes reich an Leukocyten ist, und dass der Eierstock überall kräftig heranwachsende junge Eier (je) beherbergt.

An andern zurückgebliebenen Eiern in den Eierstöcken derselben Versuchsforellen aus Auel, die aber ebenfalls schon zwei Jahre lang der Rückbildung unterlagen, zeigten sich aber ganz andere Erscheinungen. In denselben war der Eiinhalt fast ganz geschwunden, so dass die Schnitte nur noch die Kapseln mit

Digitized by Google

geringen Dotterresten aufwiesen. Hier war aber die Kapsel nicht homogen, sondern hatte ihre Streifung erhalten; dabei zeigte sie überall die Neigung in der Richtung der Porenkanäle zu zerfallen[1]), wie es Tafel VIII Fig. 13 veranschaulicht. Zwischen den Zerfallsstücken fanden sich feinere und grössere Spalten, durch die überall Wanderzellen[2]) eindrangen. Ausserdem zeigten sich dieselben allenthalben rings um die Kapsel und innerhalb derselben.

In zwei alten Eiern, die am 16. Decbr. 1885, wenige Wochen nach dem Ablaichen, dem Eierstock einer Bachforelle entnommen waren, fand ich merkwürdigerweise ausser einigen weissen, auch rothe Blutkörperchen. An den Kapseln konnte ich keine Zerreissung finden, die Porenkanäle waren deutlich. Die Dotterreste waren lebhaft gelb gefärbt und zerklüftet. Da eine Zerreissung grösserer oder kleinerer Gefässe wahrscheinlich nicht stattgefunden hatte, so ist der Austritt der Blutkörperchen wohl auf eine Diapedesis aus veränderten Gefässwänden zurückzuführen, und da die Blutkörperchen überall zerstreut und einzeln in den Dotterresten lagen, so müssen sie nach dem Austritt aus den Gefässen noch längere Zeit ihre Beweglichkeit behalten haben. Etwas ganz ähnliches habe ich an der Brustdrüse eines Neugebornen beobachtet; hier konnte ich die Einwanderung rother Blutkörperchen durch das Epithel in die Alveolen mit Sicherheit nachweisen[3]).

Auch in einem der schleimigen Degeneration verfallenen Ei aus dem Eierstock einer Versuchsforelle von Auel (12/12. 86) fand ich rothe und weisse Blutkörperchen. Dieses Ei war noch ganz wohl innerhalb seines Follikels erhalten; an der Kapsel liess sich kein Riss oder Defect feststellen. Die Granulosa war nicht mehr

---

1) Schon G. R. Wagener hat etwas ganz Aehnliches beschrieben und gezeichnet (a. a. O. p. 197, Tafel VII, Fig. 8 und 8a).

2) Ich wähle absichtlich diesen etwas unbestimmten Ausdruck. Es könnten hier zurückgebliebene Granulosazellen, aber auch Leukocyten vorhanden sein. Nach Schulin (a. a. O. p. 492) wandeln sich die Granulosazellen grösstentheils in Wanderzellen um. (Schulin's wie Wagener's Angaben beziehen sich auf den Säugethiereierstock.) Nach von Brunn (a. a. O. p. 7) wandern in den der Rückbildung verfallenen Vogeleierstock weisse Blutkörperchen ein.

3) Barfurth, Zur Entwicklung der Milchdrüse. Bonn 1882. Habicht's Buchhandlung. p. 37 ff.


Digitized by Google

vorhanden, statt der Granulosazellen umgaben zahlreiche rothe und weisse Blutkörperchen die Eikapsel. Fast die ganze Masse des Eiinhalts bestand aus einer bei starker Vergrösserung feinkörnig erscheinenden Gallerte, von wenigen gelben Dotterresten durchsetzt. In der Gallerte waren überall weisse und rothe Blutkörperchen zerstreut.

Die bis jetzt besprochenen Fälle beziehen sich alle auf die Rückbildung reifer, aber nicht abgelaichter Eier. Man könnte versucht sein diesen ganzen Vorgang als pathologisch zu bezeichnen. Den physiologischen Verhältnissen würde freilich nur die Ausstossung der reifen Eier zum Zwecke der Befruchtung und Fortpflanzung der Art entsprechen. Da aber die Eier selber vollständig normal sind und die Rückbildung gewisser Formbestandtheile ohne Zweifel im ganzen Körper vorkommt und physiologisch ist, so könnte das Pathologische der besprochenen Vorgänge nur darin gesucht werden, dass das zu resorbirende Material in solch ungeheurer Menge vorhanden ist. Gerade darin mag allerdings etwas Pathologisches liegen und deshalb ist es wohl auch gerade diesem Umstande zuzuschreiben, dass das überlastete Organ, der Eierstock, sich bis zur nächsten Laichperiode nicht wieder erholen kann und vorübergehend unfruchtbar bleibt.

Denn eine innerhalb der physiologischen Grenzen liegende Rückbildung von Follikeln kommt im Eierstock der Forelle, wie fast aller darauf genau untersuchten Thiere vor und hat keinerlei schädlichen Einfluss auf die Function des Organs.

Diese Rückbildung von Follikeln habe ich in zwei Formen beobachtet.

Die eine Form ist eine einfache fettige Entartung. Während man sonst bei ganz jungen Follikeln nach Behandlung mit Flemming'scher Mischung leicht feststellen kann, dass der Dotter der Membrana granulosa [1]) und mit dieser der Follikel-

1) Brock (a. a. O. p. 561) und Nussbaum (Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Dieses Archiv Bd. XVIII. 1880. p. 78) haben bewiesen, dass auch die jüngsten Stadien des Fischeies schon eine Granulosa besitzen. Die „Endothelscheide" von His ist nach Ludwig (Ueber die Eibildung im Thierreiche. Würzburg 1874. p. 147, 148) und Brock (a. a. O.

Digitized by Google

wand fast überall dicht anliegt und dass Fetttröpfchen entweder ganz fehlen oder sehr spärlich vorhanden sind, findet man bei degenerirenden Follikeln den Dotter zusammengezogen, weit von der Follikelhaut entfernt und mit zahlreichen grösseren und kleineren Fetttröpfchen durchsetzt. Aehnlich fand schon Leydig[1]) bei der regressiven Metamorphose der Eier von Piscicola den Dotter „zu einem unregelmässigen, weit von der Dotterhaut abstehenden Klumpen zusammengeschrumpft."

Ich will übrigens hervorheben, dass die ersten Anfänge dieser Art der Rückbildung mit Sicherheit nicht festzustellen sind, während vorgerückte Stadien leicht in die Augen fallen. Deshalb muss ich gestehen, dass ich nach Durchmusterung einer grossen Zahl von Schnitten doch manchmal zweifelhaft gewesen bin, ob ich einen Follikel mit beginnender Fettentartung oder einen normalen Follikel vor mir hatte.

Diese Zweifel habe ich bei der zweiten Art der Rückbildung nie gehabt. Die Vorgänge bei derselben sind höchst eigenthümlich und waren mir bei der ersten Beobachtung vollständig räthselhaft. Figur 12 auf Tafel VIII habe ich nach dieser ersten Beobachtung gezeichnet, weil mir die sonderbaren Gebilde in der Mitte des Eies auffielen; mir war aber damals das Präparat ganz unverständlich. Erst nachdem ich ähnliche Erscheinungen an einer ganzen Reihe von Schnitten fand, wurde mir klar, dass hier eine eigenthümliche Art des Untergangs eines Eies vorlag.

Die Schnitte entstammten den Eierstöcken zweier echten Bachforellen aus der Ahr vom 10. und 16. Decbr. 1885; beide Thiere hatten abgelaicht; alte Eier waren weder in der Bauchhöhle, noch in den Eierstöcken vorhanden. Die Eierstöcke waren

---

p. 562) nichts anderes als die Membrana granulosa. His selber dürfte schwerlich mit dieser Deutung einverstanden sein, denn er zeichnet in Fig. 38 den „Durchschnitt eines der Reife nahen Follikels, an dem man ausser der fibrösen Kapsel eine Endothel- und Granulosaschicht als Wandbestandtheile trifft" (p. 33).

1) Leydig, Zur Anatomie von Piscicola geometrica mit theilweiser Vergleichung anderer einheimischer Hirudineen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. I. 1849. p. 125. Leydig's Beobachtungen wurden von O. Hertwig an Haemopis bestätigt und erweitert. O. Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. II. Theil. Morphol. Jahrbuch. Bd. III. 1877. p. 14 ff.

Digitized by Google

schlaff, welk, geblich gefärbt, blutleer. An der Oberfläche zeigten sich gelbweisse zusammengefallene Follikel, den Corpora lutea der höheren Wirbelthiere analoge Bildungen, die schon Waldeyer[1]) und His[2]) beschrieben haben. Gerade in solchen Eierstöcken findet man ausserordentlich viele der Rückbildung verfallene Follikel von 0,05—0,4 mm Durchmesser. Die Blutarmuth des Organs um diese Zeit scheint diesen Zerfall junger Follikel besonders zu begünstigen, wie auch His die Follikelentartung im Säugethiereierstock auf Störungen in der Circulation zurückführt; dagegen ist beim Forelleneierstock wohl kaum anzunehmen, dass die Follikelreste (Corpora lutea) durch Compression benachbarte kleine Follikel zur Atrophie bringen können, wie es His vom Säugethiereierstock vermuthet.

Stücke der erwähnten Eierstöcke wurden in Flemming'scher Mischung gehärtet, ausgewaschen, in Alkohol absol. nachgehärtet, in Celloidin eingebettet, geschnitten und die Schnitte mit Haematoxylin gefärbt. An dem Follikel, nach welchem Figur 12 gezeichnet ist, war folgendes zu bemerken. An einer Seite des Schnittes, die in der Figur weggelassen wurde, stand der Dotter weit ab von der Follikelwand. An wenigen Stellen waren Kerne der Granulosa (g) zu sehen. Eine Eikapsel war noch nicht da, das Keimbläschen war verschwunden. In der Mitte des Eies liegen sonderbare Bildungen (r), von denen einige mit Zellen grosse Aehnlichkeit haben, denen aber ein Kern fehlt. Einige dieser Bildungen sind kuglig, andere eiförmig, andere wie ein Pantoffel geformt; bei einigen sieht man peripher eine helle Zone, bei andern in der Mitte eine helle, wohl flüssige, runde Partie. In der gezeichneten Eihälfte lagen im Dotter überall grössere und kleinere Fetttröpfchen zerstreut, in der andern Hälfte fehlten dieselben fast ganz.

Instructiver war ein Schnitt durch einen andern Follikel, der in Fig. 15 theilweise gezeichnet ist. Hier sieht man an der Follikelwand zunächst eine Doppelreihe von kugligen Elementen (k), die zum Theil wohl sicher Zellen (z) sind, da ich in einigen mit Sicherheit einen Kern erkennen konnte. Was den Ursprung der-

---

1) Waldeyer, Eierstock und Ei. Leipzig 1870. p. 98.

2) His, Beobachtungen über den Bau des Säugethiereierstocks. Dieses Archiv. Bd. I. 1865. p. 199.

Digitized by Google

selben anbetrifft, so kann wohl kein Zweifel darüber bestehen, dass es Granulosazellen sind; dafür spricht deutlich ihre Lage und ihre Anordnung. Ob Leukocyten darunter sind, ist mir zweifelhaft, aber nicht wahrscheinlich. Ausser diesen Elementen sieht man dann überall an der Wand wahre Riesenballen von kugliger oder ovaler Form, von denen einige kleinere merkwürdiger Weise zwischen den Granulosazellen stecken. Diese Ballen sind zusammengesetzt aus mässig stark glänzenden, grössern und kleinern Körnchen, die durchweg den Körnern im Dotter ähnlich sehen und sich genau wie diese erst nach längerer, mehrstündiger Einwirkung in Haematoxylin oder Alauncarmin färben. Kerne habe ich in den Ballen nicht sehen können, obgleich ich mir grosse Mühe gab.

Aehnliche Riesenballen sah ich oft in kleineren Follikeln (0,05—0,2 mm), wo ein einzelner oft die Hälfte des ganzen Eies einnahm und geradezu aussah, wie ein eingedrungener Parasit.

Ich habe mir über die Natur dieser Ballen lange den Kopf zerbrochen. Sind es Zellen oder nicht und woher stammen sie?

Für die Zellennatur spricht die geschlossene, regelmässige kuglige oder ovale Form vieler Ballen und die Zusammensetzung aus körniger Masse; der Umstand, dass an einigen Stellen solche Kugeln zwischen den Granulosazellen lagen, könnte für die Anschauung verwerthet werden, dass es eigenthümlich veränderte und vergrösserte Granulosazellen[1]) seien.

Gegen die Zellennatur spricht aber vor allen Dingen die Thatsache, dass sich in den Ballen keine Kerne nachweisen lassen, deren Vorhandensein nach unserer jetzigen Auffassung für die Diagnose auf Zellen erforderlich ist. Dagegen muss ferner die Thatsache geltend gemacht werden, dass einzelne diesser Ballen unregelmässige Form (Pantoffelform) aufweisen und dass sie eigenthümliche Veränderungen (periphere helle Zone, helle Flüssigkeit im Centrum) erlitten haben.

1) Das Fehlen des Kernes ist dabei allerdings auffallend. Ich wurde aber dabei an die Beobachtung von H. Virchow (Durchtreten von Granulosazellen durch die Zona pellucida des Säugethiereies. Dieses Archiv. Bd. XXIV. 1885. p. 116) erinnert, der „weder nach der Beobachtung des frischen, noch nach der des fixirten Präparates etwas Sicheres über die Kerne“ aussagen konnte.


Digitized by Google

Wägt man Gründe und Gegengründe gegen einander ab und berücksichtigt die Thatsachen, dass die Körner der Ballen dem der Rückbildung verfallenen Dotter durchaus ähnlich sind und sich genau wie dieser gegen Färbemittel verhalten, so ist wohl die Anschauung, dass wir hier eigenthümlich geformte und veränderte (fettfreie!) Dotterballen vor uns haben, die richtigste.

Als ich die einschlägige Literatur nach Angaben über diese Erscheinung durchmusterte, fand ich nur bei Pflüger[1]) eine Mittheilung, die etwas ähnliches vom degenerirenden Säugethierfollikel beschreibt. Pflüger, der in seinem grundlegenden Werk u. a. zuerst die Rückbildung von Follikeln im Säugethiereierstock als normalen, physiologischen Process darstellte, unterscheidet zwei Arten der Rückbildung. Die erste ist die fettige Degeneration, die zweite eine Auflösung unter eigenthümlichen Verhältnissen, die sogar dann noch beobachtet werden konnte, wenn das Ei im Follikel bereits eine mächtige Zona pellucida besass. An solchen Eiern erschien die Zona oft stark verdickt und stand wenig oder sehr viel vom Dotter ab, so dass dann zwei Eier statt eines in dem Innern Platz hätten. Der Dotter liegt als scharf begrenzte dunkle Kugel in dem Raume oder zeigt einen unregelmässigen Contour. „Oft sieht man dann die Dotterkugel in zwei, drei, vier und mehr Partien zerfallen, die ähnlich wie ein in Furchung begriffenes Ei aussehen, obwohl alles beweist, dass es sich nicht um eine Gewebeneubildung, sondern um einen Zerfall handelt. Das Merkwürdigste aber, was ich bei dieser Verflüssigung des Dotters als lösenden Factor kennen lernte, waren Zellen, welche den in der Zonahöhle liegenden Körnerkugeln an verschiedenen Stellen aufsassen, etwa wie ein Pilz dem Organismus, auf welchem er schmarotzt[2]).“ Pflüger fand die Zellen zu 6—8 in der Arbeit und konnte feststellen, dass es Zellen der Membrana granulosa waren.

Man wird zugestehen, dass die von mir mitgetheilte Beobachtung trotz mancher Abweichung im einzelnen eine grosse Aehnlich-

1) Pflüger, Ueber die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1863. p. 40 und 75 ff.

2) Pflüger a. a. O. p. 76. Den gesperrten Druck einzelner Ausdrücke hat Referent veranlasst.

Digitized by Google

keit mit dem von Pflüger geschilderten Process darbietet. Auch der von von Brunn am degenerirenden Vogeleierstocksfollikel beobachtete „vollständige Zerfall des Dotters in mehrere Klumpen" (p. 5) ist wohl eine analoge Erscheinung.

Es sei zum Schluss noch erwähnt, dass ich in den Eierstöcken der Versuchsforellen aus Auel vom 12. Decbr. 1885 den feineren Bau derjenigen Bildung beobachten konnte, die ich oben als Analogon des Corpus luteum höherer Wirbelthiere bezeichnete. Die ganze unregelmässig gestaltete, flache Höhlung des Follikels war angefüllt mit Zellen vom Aussehen der weissen Blutkörperchen, zwischen denen, ihnen an Zahl gleichkommend, überall kuglige Zellen, mit glänzenden gelben Kügelchen erfüllt, lagen; ein Kern war in denselben nur selten zu sehen; ich halte sie für die vom gelben Körper her bekannten Luteinzellen. Zwischen den Zellen zeigten sich überall Capillaren und Querschnittte kleinerer Gefässe. Da man jetzt fast allgemein der Ansicht ist, dass die Bildung der gelben Körper von der Membrana granulosa ausgeht, so will ich noch darauf hinweisen, dass unter den zuerst erwähnten Zellen vom Aussehen weisser Blutkörperchen recht wohl umgewandelte Granulosazellen vorkommen mögen; ich habe aber diese Umwandlung nicht verfolgen können.

B. Die Rückbildung von Samenkörpern.

Während die Rückbildung von Eiern fast bei allen Thierklässen von zahlreichen Beobachtern genauer erforscht wurde, finden sich in der Literatur verhältnissmässig nur wenige Mittheilungen über entsprechende Vorgänge im Hoden.

Eine Fettmetamorphose reifer Samenkörper wurde zuerst von Nelson[1]) und Meissner[2]) bei Nematoden beobachtet. Meissner hob hervor, dass „nicht nur diejenigen Samenkörperchen diese Fettmetamorphose erleiden, welche an den Ort ihrer Bestimmung, nämlich in's Ei gelangt sind, sondern in durchaus gleicher Weise auch die grosse Menge unverbrauchter Samenkörperchen, die mit

1) Nelson, On the reproduction of the Ascaris mystax. Philosoph. transactions. 1852. Bd. II.

2) Meissner, Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter. No. 1. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VI. 1855. p. 226.


Digitized by Google

den Eiern wieder aus den weiblichen Generationsorganen entfernt werden, in gleicher Weise auch diejenigen, die ihren Zweck durch frühzeitige Entwicklung und Verbleiben im Hoden oder in der Vesicula seminalis verfehlen" (p. 226). Aehnliche Vorgänge beschreibt Meissner vom Regenwurm[1]) und von Mermis nigrescens[2]). Eine weitere hierher gehörige Angabe finde ich bei Kölliker[3]), der in einer Cyste des Ochsennebenhodens Samenfäden fand, die grösstentheils so degenerirt waren, „dass ihre Schwänze in ihrer ganzen Länge oder nur am vordern Theil in Fetttröpfchen umgewandelt waren." (Tafel XIII. Fig. 3.)

Derselbe fand auch im Ochsenhoden sehr häufig einzelne Theile der Samenkanälchen vollkommen verkalkt und schon dem blossen Auge durch ihre weisse Farbe bemerklich. Etwas ganz ähnliches berichtet Schweigger-Seidel[4]) von Samenkörpern aus Cysten des Nebenhodens eines gesunden, geschlechtsreifen, aber zur Zucht noch nicht verwendeten Schafbocks. Während sich diese Beobachtungen auf mehr pathologische Verhältnisse beziehen, berichtet von la Valette St. George[5]), dass man in alten Männchen des Maikäfers schlauchförmige Körper finde, deren Inhalt entweder nicht zur Reife gelangt oder zurückgebildet ist. (Tafel XXXV. Fig. 51.) Nach der Zeichnung erscheint es mir nicht zweifelhaft, dass hier in der That Rückbildung vorliegt. Derselbe Forscher[6]) beschreibt auch leere Cysten in den Hodenschläuchen von Fröschen kurz nach dem Laichen, „welche nur fettartig glänzende Körnchen im Innern wahrnehmen lassen." (Tafel XXXIV. Fig. 11.)

---

1) Meissner a. a. O. p. 242.

2) Meissner, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gordiaceen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VII. 1856. p. 40.

3) Kölliker, Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1856. Bd. VII. p. 254, 255.

4) Schweigger-Seidel, Ueber die Samenkörperchen und ihre Entwicklung. Dieses Archiv. Bd. I. 1865. p. 322.

5) von la Valette St. George, Ueber die Genese der Samenkörper. III. Mittheilung. Dieses Archiv. Bd. X. 1874. p. 499.

6) von la Valette St. George, Ueber die Genese der Samenkörper. IV. Mittheilung. Dieses Archiv. Bd. XII. 1876. p. 804.

Digitized by Google

Letztere Beobachtung wurde von Nussbaum[1]) an Rana fusca bestätigt und erweitert. Er fand im Juni die in der letzten Laichperiode entleerten Follikel als verfettete Blasen mit einigen zurückgebliebenen Samenfäden im Lumen der Samenschläuche; die alten Follikelreste liessen keine Organisation mehr erkennen, selbst der im April noch sichtbare Cystenkern war ganz in Fettkügelchen aufgegangen (p. 59). Bei den Beobachtungen von von la Valette St. George und Nussbaum handelt es sich offenbar um eine physiologische Rückbildung. Experimentell ist Kehrer[2]) diesem Gegenstande näher getreten. Er unterband bei Kaninchen das Vas deferens und fand nach ca. 40 Tagen in dem nicht unterbundenen Endstück des Vas def. den Samen normal, aber bewegungslos, nach 5—6 Monaten war der Samen im Hoden verschwunden, im Nebenhoden in Zerfall begriffen.

Auf die Resorption der Samenelemente im höheren Alter hat schon Leydig[3]) aufmerksam gemacht. „Die Secretionszellen der Hodenkanälchen verfallen einer mehr oder minder um sich greifenden Fettmetamorphose, d. h. die früheren blassgranulären Zellen wandeln ihnen Inhalt in Fettkörnchen um" (p. 480, 481).

Ob eine auf die Rückbildung von Samenfäden im Frosch-

---

1) Nussbaum, Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Dieses Archiv. Bd. XVIII. 1880. p. 58 ff.

2) Kehrer, Beiträge zur Geburtskunde und Gynäkologie. II. (1) S. 76 1897. Da mir das Original nicht zugänglich ist, citire ich nach dem Referat von Hensen, Physiologie der Zeugung. Hermann's Handbuch der Physiologie. VI. 2. Leipzig 1881. p. 93.

3) Leydig, Lehrbuch der Histologie. 1857. p. 480. Vielleicht findet auch eine ältere Beobachtung Leydig's ihre Erklärung in einer Resorption von Hodenelementen. Derselbe sah, dass die Farbe der einzelnen Abtheilungen des Hodens von Salamandra maculata zwischen weiss, grau und schwefelgelb wechselt, was von dem Inhalt der Hodenschläuche herrührt. In den grauen Lappen finden sich kurze Drüsenschläuche mit grossen, hellen Zellen, keine Spermatozoiden. „Die Hodenabtheilungen mit schwefelgelber Farbe haben in denselben Zellen gelbe Fettkügelchen und nur die weiss aussehenden zeigen die bekannten, schönen mit undulirender Membran besetzten Spermatozoiden". Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853. p. 74.

Digitized by Google

hoden bezügliche Angabe von Ankermann[1]) begründet ist, muss ich dahingestellt sein lassen, da Kölliker[2]), der etwas ähnliches beschreibt und zeichnet (Tafel XIII. Fig. 5 (9)), seiner Figurenerklärung ein Fragezeichen beifügt und Neumann[3]) lebhaft gegen die Deutung einer Rückbildung opponirt.

Neuerdings hat Schneider[4]) die Zerstörung von Spermatozoen in den Hoden von Nephelis, Aulostomum und Hirudo durch Wanderzellen beschrieben.

Biondi[5]) beobachtete, dass die Kerne der im Centrum der Hodenkanälchen von Säugethieren gelegenen runden Zellen zu grossen von der Zwischensubstanz begrenzten Körnchenhaufen werden. „Nach dieser Metamorphose scheinen die Elemente im ruhenden Hoden zu Grunde zu gehen.“

Eine eigenthümliche Rückbildung beschreibt ferner Brock (a. a. O. p. 525) vom Hoden des Blennius sanguinolentus. Wie schon Rathke beobachtet hatte, findet man an demselben Exemplar den Zustand vollkommener Rückbildung und vollkommener Reife nebeneinander. Dem Hilus zunächst liegt ein unreifer Theil, der vom reifen wie von einer Kappe umgeben ist. „Eigenthümlicher Weise ist dieser unreife Theil so vollkommen rückgebildet, wie man sonst schwer bei Fischen findet.“

Auch bei Mollusken wurde neuerdings die Rückbildung reifer, nicht ausgestossener Samenkörper von Platner beobachtet. (Platner, Zur Bildung der Geschlechtsproducte bei den Pulmonaten. Dieses Archiv 26 Bd. p. 616, 617. Tafel XXX. Fig. 11.)

Es gibt nun nach meinen Beobachtungen wohl kein Object, an dem die Rückbildung und Aufsaugung von Samenkörpern in so augenfälliger Weise vorkommt, wie der Hoden der Bachforelle (Teichforelle). Da die in Teichen gezüchtete Forelle nicht zum

---

1) Ankermann, Einiges über die Bewegung und Entwicklung der Samenfäden des Frosches. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VIII. 1857. p. 150. Tafel IV. Fig. 14—19.

2) Kölliker a. a. O. p. 271.

3) Neumann, Untersuchungen über die Entwicklung der Spermatozoiden. Dieses Archiv. Bd. XI. 1875. p. 303 ff.

4) Schneider, Ueber die Auflösung der Eier und Spermatozoen in den Geschlechtsorganen. Zoolog. Anzeiger. Bd. III. 1880. p. 19.

5) Biondi, Die Entwicklung der Spermatozoiden. Dieses Archiv. Bd. XXV. 1885. p. 601.

Digitized by Google

Ablaichen kommt, verfällt das ganze Material des reifen Sperma der Resorption und man kann die Stufen dieses Vorganges in allen Jahreszeiten verfolgen. Dabei hat man den Vortheil, dass man in den meisten Fällen die Reste des alten Spermas, also die der Rückbildung unterliegenden Theile des Hodens, leicht mit blossen Augen sehen kann: Sie heben sich durch ihre weisse Farbe von den in normaler Entwicklung begriffenen röthlichen Partien des Hodens deutlich ab.

Von meinen Aufzeichnungen über diesen Gegenstand theile ich in folgender Tabelle die wichtigsten übersichtlich mit. Auch hier habe ich die Gewichte angegeben, obgleich diese Angabe auf wissenschaftlichen Werth keinen Anspruch erheben kann. Wenn in den Hoden weisse d. h. in Resorption befindliche, altes Sperma enthaltende Theile mit rothen normal sich entwickelnden gemischt sind, hat die Vergleichung des Hodengewichts mit dem des Körpers nur den Zweck, dass man sich eine bessere Vorstellung von den Grössenverhältnissen macht. In manchen Fällen konnten nur die Durchschnittsgewichte angegeben werden.

(Siehe Tabelle IV p. 166—167)

Bevor ich die Tabelle bespreche, hebe ich zum bessern Verständniss in aller Kürze folgendes über die Entwicklung der Samenelemente bei den Salmoniden hervor. In unreifen Hoden sog. steriler Forellen liegen die Hodenkanälchen dicht aneinander, überall von Capillaren umfasst. Schnitte von solchen Hoden, die wegen der Kleinheit der Elemente sehr fein sein müssen, zeigen ein Bild, wie es Nussbaum[1]) beschrieben und in Fig. 41 Tafel II treffend dargestellt hat: An der Wand der Kanäle liegen kuglige Zellen mit spärlichem Protoplasma, deutlichem Kern und Kernkörperchen meist in einer Schicht; aus diesen Geschlechtszellen (Keimzellen) entwickeln sich, wie Nussbaum ganz richtig vermuthet hat, die von la Valette'schen Spermatogonien mit ihren umhüllenden Follikelzellen. Die Spermatogonie theilt sich in eine grössere Anzahl (2—20) Tochterzellen, die v. la Valette'schen Spermatocyten. Diese Stadien habe ich an der Bachforelle und am Rheinsalm (Trutta salar) beobachtet und in Figur 10, Tafel VII

1) Nussbaum, Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Dieses Archiv. Bd. XVIII. 1880. p. 27.


Digitized by Google

und Fig. 8, Tafel VII dargestellt. Die Angaben von Owsjannikow[1]) und Miescher[2]) werden also hierdurch im wesentlichen bestätigt. Die Spermatocyten erleiden unter fortwährender Vermehrung gegen das Ende der Entwicklung (Juli, August) eine eigenthümliche Veränderung, indem ihr Kern kappenförmig wird, an eine Seite der Zelle rückt und sich unten an der Kappe das Protoplasma in Form eines kurzen abgerundeten Kegels ansetzt (Spermatiden Semper's). Aus ihnen entwickeln sich die bekannten von His und Miescher beschriebenen Spermatosomen. Die letzten Entwicklungsstadien konnte ich nicht beobachten.

Von den Beobachtungen der Tabelle IV mögen zunächst No. XVI und XVIII hervorgehoben werden. Diese Hoden hatten ihr Sperma in der letzten Laichperiode nicht abgegeben, die Resorption ist im Juli und August, also gegen Beginn der neuen Laichperiode, noch so wenig vorgeschritten, dass fast die ganze Masse der Hodensubstanz aus altem Sperma besteht. Die mikroskopische Untersuchung dieser Hoden ergibt an den rothen Stellen fortschreitende Ausbildung von Samenelementen, in den weissen Partien aber sind die Hodenkanälchen fast gänzlich mit dem zerfallenden Material des alten Spermas erfüllt, die Ausbildung der Spermatogonien ist sehr wenig vorgeschritten, Follikel sind nicht vorhanden. Diese Hoden werden für die bevorstehende Laichperiode nicht mehr reif werden, sondern unreif („steril") erscheinen.

Im Anschluss an das Gesagte will ich hier hervorheben, dass die Ausbildung der männlichen Geschlechtsstoffe früher vollendet ist, als die der Eier. Schon im Juli zuweilen, sicher aber im August findet man in den Hodenkanälchen reife Spermatosomen, während um diese Zeit die Eier noch lange nicht reif sind. So hatte ich Gelegenheit einige Forellen aus der Enz im württembergischen Schwarzwald zu untersuchen, die am 22. August 1884 gefangen waren. Die eine wog 241,5, die Hoden 3,0, eine andere 219,0, die Hoden 2,6. Die Hoden waren fest, weiss, auf der Schnittfläche zeigten sich nur Spuren austretenden Spermas

1) Owsjannikow, Bulletin de l'Académie de St. Pétersbourg. T. XIII. p. 245. Mir liegt nur das Referat von v. la Valette St. George in Stricker's Handbuch p. 538 vor.

2) Miescher a. a. O. p. 172.

Digitized by Google

Tabelle IV.

Beobachtungen über die Rückbildung nicht abgelaichten Spermas bei der Bachforelle (Teichforelle).

No.	Datum.	Thier.	Gewicht		Bemerkungen über Hoden und Samenreste.
			des Thieres.	der Hoden.	
I.	10./I. 86	2 Teichforellen	1215,0 durchschnittl.	28,0 durchschnittl.	Hoden nicht abgelaicht, weiss, voll reifen Spermas.
II.	1./II. 84	4 „	1138,0	26,2	Hoden reif, Sperma nicht abgelaicht. Samenkanäle ganz mit Spermatosomen erfüllt; sie sind noch lebendig, bewegen sich in Jodserum. An den im Vas deferens befindlichen Samenkörpern ist keine Bewegung wahrzunehmen, Schwänze fehlen. — Die Fische sind nicht fett, haben blasses Fleisch, blassrothe Flecken.
III.	8./II. 84	2 „	?	22,0	Hoden reif, Sperma nicht abgelaicht.
IV.	9./II. 84	Bachforelle	228,0	5,2	Hoden reif, Sperma nicht abgelaicht, in den Samenkanälen überall in Rückbildung begriffen. An der Wand der Kanäle Kugeln mit kleinen Schollen; die Kugeln färben sich durch Jod braun, lösen sich nach längerer Zeit (3 Tage) in absolutem Alkohol. Ausserdem Fetttröpfchen, die sich in wenigen Stunden in absolutem Alkohol und in Aether lösen.
V.	20./III. 84	2 Bachforellen	850,0	8,6 1,1	Die grossen Hoden (8,6) enthalten reife, noch nicht resorbirte Samenkörper. Die kleinen Hoden (1,1) enthalten keine Spermareste, sie sind also normal abgelaicht und in fortschreitender Entwicklung. Die grossen Hoden sind weiss, die kleinen roth.
VI.	30./III. 84	Teichforelle	1119,0	1,4	Hoden dünn, aber roth und fest, in normaler Entwicklung. Thier mager, schlaff.
VII.	„	„	1158,0	2,0	Hoden mit einigen weissen Partien durchsetzt, in denen mikroskopisch überall in Rückbildung begriffene Samenkörper nachgewiesen werden können. Sonst ist der Hoden roth, und die röthlichen Partien befinden sich in normaler Entwicklung. Thier fett.

Digitized by Google

VIII.	30./III. 84	Teichforelle	1142,0	4,1	Die Hoden enthalten grössere weisse, also in Rückbildung begriffene Partien. Thier fett. — In den Hoden befinden sich gut erhaltene, aber nicht mehr lebendige Spermatozoen.
IX.	„	„	1191,0	9,2	Die obern $^2/_3$ der Hoden sind noch ganz weiss, enthalten altes Sperma, die untern Hodenabschnitte sind roth. Thier sehr fett. In den Hoden Spermatosomen, die mässige Bewegung zeigen. Schwänze zum Theil noch gut erhalten.
X.	31./III. 84	„	825,0	6,6	Hoden oben weiss, in der Mitte mit weissen Partien, unten roth und sehr dünn. Die Resorption schreitet also von unten nach oben fort; oben finden sich noch bewegungsfähige Samenkörper.
XI.	13./IV. 84	„	986,0	1,6	In der Mitte des Hodens finden sich weisse Partien; alles übrige ist frisch roth.
XII.	24./V. 85	„	1020,0	2,8	Hoden oben weiss, unten roth.
XIII.	30./V. 85	Bachforelle	302,0	0,25	Hoden roth mit weissen Stellen.
XIV.	„	„	289,0	0,31	Hoden fast ganz weiss mit wenigen rothen Stellen.
XV.	29./VI. 85	Teichforelle	950,0	1,8	Hoden roth mit weissen der Resorption unterliegenden Partien.
XVI.	31./VII. 84	„	1040,0	14,8 (!)	Es zeigte sich eine auffallende Gewichtsdifferenz zwischen beiden Hoden: der eine wog 10,0, der andere nur 4,8! Der grosse Hoden war weiss, enthielt nicht abgelaichtes Sperma in Rückbildung, keine normalen rothen Partien. Der kleine Hoden zeigte dünne, eingeschnürte Partien, die röthlich aussahen und in normaler Entwicklung waren; die andern Theile des Hodens waren noch weiss.
XVII.	5./VIII. 84	„	842,0	2,2	Hoden röthlich mit weissen Stellen.
XVIII.	10./VIII. 85	„	913,0	2,5 (!)	Hoden durchweg röthlichweiss; an mikroskopischen Schnitten sieht man aber trotzdem in fast allen Hodenkanälchen Inseln von altem, der Resorption unterliegendem Sperma. Die Köpfe der Spermatosomen sind als solche nicht mehr deutlich; man sieht nur einen Körnerhaufen; in diesen Kanälen ist die Ausbildung neuen Spermas im Rückstande.
XIX.	9./IX. 85	„	1821,0	10,5	Hoden röthlichweiss, in normaler Entwicklung. Am oberen Ende Resorptionsinseln.
XX.	„	„	1865,0	31,0	Hoden weiss, reif.
XXI.	„	„	1225,0	17,5	Hoden in normaler Entwicklung, durchaus röthlichweiss, fest.

Digitized by Google

(Milch). Ich legte die Hoden in absoluten Alkohol ein und untersuchte sie in Bonn mikroskopisch. Die Canäle enthielten im Centrum ungeheure Mengen von reifen Spermatosomen, an der Wand Spermatocytenhaufen, die durch das geschlossene Zusammenliegen ihre gemeinsame Abstammung darthun; auch die ausgebildeten Samenkörper liegen noch vielfach in getrennten Gruppen zusammen.

Beobachtung 18 lehrt, dass ein Hoden makroskopisch den Eindruck einer vollkommen normalen Entwicklung machen kann, während die mikroskopische Untersuchung beweist, dass im Innern die Resorption noch nicht vollendet und die Ausbildung neuer Samenelemente entsprechend zurückgeblieben ist.

Aus den Beobachtungen geht ferner hervor, dass beim Hoden wie beim Eierstock die Rückbildung und Aufsaugung bei den meisten Thieren schnell und normal vor sich geht und dass nur bei wenigen Männchen die Resorption so langsam verläuft, dass sie in der nächsten Laichperiode noch nicht vollendet ist und dem entsprechend die Bildung neuen Spermas aussteht. Immerhin macht sich dieser Uebelstand bei manchen Männchen geltend, und diese werden in der betreffenden Laichperiode unreif, vorübergehend unfruchtbar erscheinen. Dass dies bei Männchen viel weniger häufig vorkommt als beim Weibchen, erklärt sich, wie früher ausgeführt wurde, einfach daraus, dass die Masse des zu resorbirenden Materials beim Männchen so viel geringer ist als beim Weibchen.

Ich schildere jetzt die Vorgänge bei der Resorption alten Spermas etwas genauer. Untersucht man im Januar und Februar die nicht abgelaichten Hoden von Bach- und Teichforellen, die äusserlich weiss, reif und vollkommen normal erscheinen, so sieht man die ersten Stufen der beginnenden Rückbildung der Samenkörper in den Hodenkanälen. Präparate, die in Flemming'scher Mischung gehärtet wurden, zeigen an feinen Schnitten an der Wand der Kanäle einen Kranz von Fetttröpfchen, kuglig oder unregelmässig, die durch die Osmiumsäure geschwärzt wurden und sich von den nicht geschwärzten übrigen Partien zierlich abheben. Das ganze Lumen der Canäle ist vollständig durch die alten Samenkörper verstopft. Frisch in Jodserum untersuchtes Sperma zeigt, dass die Schwänze der Samenkörper vielfach fehlen, dass sie also wahrscheinlich zuerst der fettigen Verwandlung unterlegen sind, was mit den Beobachtungen Kölliker's, Schweiger-Sei-

Digitized by Google

del's u. A. übereinstimmt. Dabei muss ich bemerken, dass ich Fetttröpfchen in den Schwänzen, wie sie von den genannten Autoren beschrieben und gezeichnet wurden, nicht beobachten konnte, woran offenbar nur die ausserordentliche Feinheit dieses Organs Schuld ist; ich habe die Schwänze in ihrer ganzen Ausdehnung nur mit Leitz' homogener Immersion, Oc. III deutlich sehen können, mit Zeiss F, Oc. II nur bei sehr günstiger Beleuchtung. Ohne Zweifel sammelt sich das entstandene Fett in Tröpfchen an der Wand der Hodenkanäle, um hier langsam aufgesogen zu werden. Selbst in diesen frühen Stadien der Resorption, in denen noch das ganze Lumen des Canals mit altem Sperma erfüllt ist, habe ich öfter schon die neuen Geschlechtszellen (Keimzellen) an der Wand gesehen (Fig. 14, Tafel VIII, s).

Schon in diesem Stadium, oft auch später (März), sah ich ausser den Fetttröpfchen an der Wand der Hodenkanälchen noch andere Produkte der regressiven Metamorphose. Das waren zunächst feste Kugeln, die sich durch Jod braun färbten und sich nach längerer Einwirkung (3 Tage) in absolutem Alkohol lösten; ausserdem lagen an der Wand kleinere helle Tröpfchen, die sich in Alkohol selbst nach sehr langer Zeit nicht lösten. Ueber die chemische Natur beider Körper kann ich nichts weiter mittheilen; wahrscheinlich waren es Gemische von allerlei Stoffen der regressiven Metamorphose in flüssiger und fester Form (Fig. 14, Taf. VIII r k).

Die vorhin erwähnten hellen Tröpfchen fand ich bedeutend grösser in einem andern Präparat, welches auf Tafel VIII, Fig. 11 dargestellt ist. Man sieht in der Mitte des Hodenkanals zahllose Mengen von Spermatosomenköpfchen, an der Wand junge Geschlechtszellen, hier und da schon Spermatogonien, die ihre Follikelzellen abspalten, dazwischen überall die hellen Tropfen. Ich theile darüber folgende Aufzeichnung aus meinem Tagebuche mit. „In den Kugeln liegt fast immer ein Spermasomkopf, oft auch mehrere, so dass das ganze bei oberflächlicher Beobachtung eine Zelle vortäuschen könnte. Dass es flüssige Kugeln (Tropfen) sind und keine Zellen, lehrt die genauere Untersuchung des Baues, der homogen, leicht glänzend ist, wie man es in dieser Weise nur bei Flüssigkeitskugeln findet; das lehrt ferner die Gestalt des darin liegenden Körpers, der an seiner oben gerundeten, unten abgestumpften Form sich als Spermatosomkopf kund giebt; das lehrt

Digitized by Google

endlich die Thatsache, dass man diese Gebilde nicht bloss an der Wand des Schlauches, sondern auch zerstreut im Lumen desselben, zwischen den Köpfen der alten Samenkörper findet. Ueber den Ursprung und die Natur dieser Kugeln kann kein Zweifel bestehen: es sind die verflüssigten Zersetzungsprodukte der Spermatosomen, deren Mittelstücke und Schwänze schon zerstört sind, während die Köpfe noch unversehrt erscheinen. Die Aufsaugung des nicht abgelaichten Spermas geht also in der Weise vor sich, dass die festen Körper, wie bei der Verdauung, zunächst verflüssigt und dann langsam aufgesogen werden, während von den zerfallenden Spermatosomen fortwährend neue Tropfen geliefert werden. Mit der Verflüssigung ist nun ohne Zweifel eine Zersetzung der ursprünglichen Stoffe verbunden: die Produkte des Protoplasmas und das Nuclein der Köpfe der Samenkörper zerfallen in einfachere Körper der regressiven Metamorphose.

Die Braunfärbung der oben erwähnten Kugeln konnte zur Vermuthung führen, dass hier Glycogen vorläge. Sprach dagegen aber schon die wenn auch langsam erfolgende Lösung in absolutem Alkohol, so überzeugte mich ein direkter Versuch noch sicherer von der Abwesenheit von Glycogen. Eine grössere Zahl Hodenstücke, die in absolutem Alkohol aufbewahrt und durch das Mikroskop als der Rückbildung unterworfen nachgewiesen waren, kochte ich längere Zeit mit destillirtem Wasser aus, nachdem ich den Alkohol hatte verdunsten lassen. Die Abkochung enthielt aber keine Spur von Glycogen. Es handelt sich also hier wahrscheinlich um einen fettartigen Körper, der sich durch Jod braun färbt.

In späteren Stadien der Resorption (Mai bis Juli) werden die eigenthümlichen Ringe an der Wand der Kanäle, die an Alkoholpräparaten ganz hell erscheinen und dadurch sofort einen der Resorption verfallenen Hoden von andern normalen unterscheiden lassen, immer breiter; die Spermatosomenköpfe werden von der Wand des Hodenschlauches aus gewissermassen eingeschmolzen, bis schliesslich nur noch eine schmale Insel in der Mitte zurückbleibt. In demselben Masse nehmen die Kugeln und Tröpfchen, die bei der Resorption auftreten, an Zahl und vielfach auch an Grösse zu, und zugleich vermehren sich auch die jungen Geschlechtszellen (Spermatogonien) an der Wand des Hodenkanals. Dadurch entstehen eigenthümliche Bilder. An einem Hoden vom Mai, der

Digitized by Google

oben weiss, in der Mitte röthlich mit weissen Stellen, unten durchweg röthlich war, liessen sich zahlreiche Stadien der Resorption nachweisen. Schnitte aus den weissen Partien des in absolutem Alkohol gehärteten Präparats zeigen die Lumina der Hodenschläuche grösstentheils ganz ausgefüllt mit altem Sperma. An Schnitten aus der Mitte des Hodens bemerkt man, dass sich das Sperma scheinbar von der Wand zurückgezogen hat und ringsum ein heller Kranz von Resorptionskugeln entstanden ist; Geschlechtszellen der jungen Generation zeigen sich in vermehrter Zahl und zwischen den Hodenkanälen bemerkt man überall eigenthümliche Zellennester: die Leydig'sche[1]) Hodenzwischensubstanz[2]). Schnitte der untern röthlichen Hodenpartie endlich zeigen, dass die Einschmelzung des alten Ballastes fast vollendet ist, dass fast das ganze Lumen des Canals mit Resorptionskugeln und Keimzellen erfüllt ist; auch hier tritt die Hodenzwischensubstanz überall hervor. Es mag hier noch hervorgehoben werden, dass die röthliche Farbe der sich normal entwickelnden Hodenpartien durch den grösseren Reichthum an Blutgefässen bedingt ist.

Im letzten Stadium der Resorption (August) erblickt man in der Mitte der Hodenschläuche nur noch geringe Reste des alten Spermas: die Köpfe der Spermatosomen sind zu einem Körnerhaufen zerfallen und der junge Nachwuchs kann sich nun freier entwickeln.

Ich bemerke hier, dass ich in keinem Stadium der Rückbildung alten Spermas in den Hodenkanälchen weisse Blutkörperchen mit Sicherheit nachweisen konnte; sie können desshalb bei der Zerstörung des Materials keine Rolle spielen.

Ueberschaut man nun die Vorgänge bei der Rückbildung von Eiern und Samenkörpern, wie ich sie geschildert habe, so ergibt sich, dass es sich im Grunde immer um eine Verflüssigung des festen Materials durch fettige oder schleimige Entartung oder durch einfache Lösung handelt. Die Reihenfolge der Vorgänge bei der Resorption ist also: Verflüssigung der zurückgebliebenen Eier

---

1) Leydig, Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane und Analdrüsen der Säugethiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. II. 1850. p. 47.

2) Nussbaum (a. a. O. p. 86 ff.) hat über dieselbe und ihre Bedeutung ausführliche Mittheilungen gemacht.

Digitized by Google

und Samenkörper, demnächst Fortschaffung und Ausnutzung des gelösten Materials.

Was die Verflüssigung anbetrifft, so haben wir hier offenbar einen andern Vorgang, als die von Miescher beim Rheinlachs festgestellte „Liquidation“ [1]). Nach Miescher liefert der mächtige Seitenrumpfmuskel des Rheinlachses, der nach meinen Untersuchungen [2]) im Rhein keinerlei Nahrung zu sich nimmt, fast allein das Material (Eiweiss, Fett, phosphorsaure Salze) zur völligen Ausbildung von Eiern und Sperma. Bei dieser „Liquidation“ des Rumpfmuskels geht, wie Miescher hervorhebt, vielleicht keine einzige Muskelfibrille vollständig zu Grunde, sondern die Muskelfibrillen geben nur von ihrem Protoplasma gewisse Stoffe ab, die als „Vorrathseiweiss“ den wachsenden Geschlechtsdrüsen, dem zunehmenden Nasenknorpel, der Ernährung der Flossenmuskeln etc. zu Gute kommen (p. 212). Man könnte nun denken, dass sich bei der von mir beschriebenen Rückbildung nicht abgelaichter Geschlechtsstoffe ein gleicher Vorgang, nur umgekehrt, abspiele. Aber bei der Rückbildung handelt es sich, wie ich öfter hervorhob, um eine vollständige Zerstörung der nicht abgelegten und desshalb absterbenden Eier und Samenkörper; eine „Liquidation“ im Sinne Miescher's ist desshalb hier ausgeschlossen.

Es wäre dann zu erwägen, ob die Verflüssigung durch eine Art der Verdauung vor sich geht. Wenn man mit Krukenberg [3]) 1. eine fermentative von einer enzymatischen und 2. eine protoplasmatische resp. cellulare Verdauung von einer secretiven unterscheidet, so könnte in unserm Falle wohl nur

1) Miescher a. a. O. p. 210: „Es gibt einen Zustand im Leben der Zellen des activen thierischen Gewebes, in welchem dieses ohne abzusterben an Masse abnimmt, nicht nur durch Selbstzersetzung, sondern dadurch, dass Protoplasma, organisirtes Eiweiss in unorganisirtes lösliches Eiweiss übergeht, welches in die Säftemasse aufgenommen wird (Liquidation)“.

2) Barfurth, Ueber Nahrung und Lebensweise der Salme etc. Troschel's Archiv für Naturgeschichte. 1875. Schon vorher hatten v. Siebold (a. a. O. p. 246) und His (a. a. O. p. 24) ganz kurz auf dieselbe Thatsache aufmerksam gemacht.

3) Krukenberg, Die eigenartigen Methoden der chemischen Physiologie. Heidelberg 1885. p. 19. Siehe auch dessen Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Verdauung. Heidelberg 1882. p. 41.

Digitized by Google

an eine enzymatische Verdauung gedacht werden, etwa in der Art, wie nach Escherich [1]) die Auflösung des unthätig gewordenen Lungenparenchyms bei Gangrän und Phthisis durch ein tryptisches Enzym bewerkstelligt wird. Eine Secretion dieses Enzyms durch Mikroorganismen, wie sie Escherich annimmt, würde ich dagegen ausschliessen müssen, da ich Bacterien oder Coccen nicht nachweisen konnte. Ueber einen andern Ursprung des wirksamen Enzyms kann ich nichts angeben, weil ich darüber seiner Zeit keine Versuche angestellt habe.

Lasse ich also eine etwaige Enzymwirkung dahingestellt, so bleibt als sicher beobachteter Verflüssigungsmodus die fettige und schleimige Entartung der in Rückbildung begriffenen Geschlechtsstoffe, die wahrscheinlich der Hauptsache nach spontan [2]) erfolgt. Als solche Verflüssigungsprodukte sehe ich auch die hellen Tropfen an, die ich an der Wand der Hodenkanäle beobachtete (Tafel VIII Fig. 11).

Was sodann die Fortschaffung und Ausnutzung des verflüssigten Materials betrifft, so könnte man zunächst daran denken, dass die jungen Geschlechtszellen wenigstens einen Theil desselben in sich aufnehmen und verarbeiten. Da junge Hodenzellen nach von la Valette's St. George's [3]) Entdeckung amoeboid sind, so steht jener Annahme nichts entgegen, ich glaube aber doch, dass wenigstens der grösste Theil des Materials auf dem gewöhnlichen physiologischen Wege weggeschafft und verwandt wird. Dieser Weg ist die Aufnahme des Materials in die Lymphbahnen, die wir nach His' [4]) Untersuchungen überall in der Follikelwand finden. Von da gelangt es in den Kreislauf und wird vom Organismus nach allgemeinen physiologischen Gesetzen verwandt.

Zum Schluss dieses Abschnittes berühre ich noch einen Punkt, der vielleicht schon früher hätte besprochen werden sollen; ich meine die Frage: Wie unterscheidet man abgelaichte Forellen von

1) Citirt bei Krukenberg a. a. O. p. 19, 20.

2) Solche spontane Verflüssigung beobachtete z. B. Krukenberg an der dicken, lederartigen Hautdecke von Holothuria Poli, bei dem Häutungsvorgang der Schlangen, bei der Auflösung des Knorpelgewebes etc. Die eigenartigen Methoden etc. p. 22.

3) von la Valette St. George, Ueber eine neue Art amöboider Zellen. Dieses Archiv. Bd. I. 1865. p. 68.

4) His a. a. O. p. 34.

Digitized by Google

vorübergehend unfruchtbaren? Am leichtesten ist diese Unterscheidung bald nach dem Ablaichen. „Abgelaichte Ovarien sind sehr blass, ihre Blätter liegen welk übereinander, und an letzteren ist die Oberfläche von geborstenen und collabirten Follikelkapseln besetzt. Einzelne stehen gebliebene Eier haben hochgelbe Farbe angenommen und sind in voller fettiger Rückbildung.“ Was hier His[1]) von abgelaichten Ovarien des Rheinlachses sagt, gilt auch vom Forelleneierstock. Die Eierstöcke vorübergehend unfruchtbarer Forellen aber sind kleiner, zeigen eine lebhaft gelbe oder röthliche Farbe und haben ein festes, pralles, ich möchte sagen jungfräuliches Gefüge. In abgelaichten Ovarien findet man ausserdem immer noch eine Anzahl mittelgrosser (0,8—2,0 mm) Follikel, während die Follikelgrösse an den unreifen Eierstöcken mehr uniformirt und in dieser Zeit durchweg geringer ist.

Schwieriger ist die Unterscheidung der abgelaichten Hoden von den vorübergehend unfruchtbaren. Bei der echten Bachforelle sieht man selten mit blossem Auge die weissen Partien, die das nicht abgelaichte, der Resorption verfallene Sperma enthalten. Mikroskopisch ist die Unterscheidung aber leicht: Abgelaichte Hoden enthalten fast immer altes Sperma in einzelnen Hodenschläuchen, unreife nur junge Zellen; ausserdem haben letztere ebenfalls ein festeres Gefüge, als die ersteren.

Auch im Januar noch ist bei der echten Bachforelle die Unterscheidung nicht schwierig. An abgelaichten Ovarien sieht man noch die Reste der geborstenen Follikel, die im frischen Zustande sich durch ihre trübe, weisslich gelbe Farbe von den frischgelben oder röthlichen Eiern deutlich abheben[2]); an mehreren Exemplaren, die ich in 50 % Spiritus aufbewahrte, sind die Follikelreste dunkel geworden und heben sich als schwarze Punkte von den umliegenden gelben Eiern ab. An unreifen Eierstöcken sieht man von den Follikelresten natürlich nichts.

Beim Hoden trifft man im Januar bei Bachforellen nur selten

---

1) His a. a. O. p. 33.

2) Aehnlich berichtet Leydig von den abgelaichten Eierstöcken der Lacerta agilis, dass sich „die geborstenen Follikel als „gelbe Körper“ sehr schön durch ihre Farbe von den grauen, noch unreifen Eiern abheben“. Leydig, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872. (p. 153).

Digitized by Google

noch alte Spermareste an; die Entscheidung gibt hier das Mikroskop. — Was das Aeussere der Fische angeht, so ist die Unterscheidung bald nach dem Ablaichen ebenfalls leicht. Abgelaichte Bachforellen haben blasses, mageres Fleisch, schlaffe Bauchdecken, vielfach noch Reste schwartiger Verdickungen auf Haut und Flossen. Bei vorüber unfruchtbaren Thieren findet man röthliches, fettes Fleisch, feste Muskulatur, eine reine Haut und meist lebhafter rothe Flecken, als bei den abgelaichten.

Bei den Teichforellen bleibt die Unterscheidung fast das ganze Jahr sehr leicht, weil man hier die zurückgebliebenen Geschlechtsstoffe schon makroskopisch mit blossem Auge leicht sieht.

Bei der Bachforelle tritt dann unter normalen Verhältnissen naturgemäss ein Zeitpunkt ein, in welchem sich die abgelaichten Geschlechtsorgane ganz wieder erholt haben und dann mit denselben Organen der vorübergehend unfruchtbaren in der weiteren Entwicklung gleichen Schritt halten. Schon im Februar und März würde man beide Formen nicht mehr unterscheiden können.

IV. Zusammenfassung.

Das allgemein interessante physiologische Ergebniss der vorliegenden Untersuchung besteht darin, dass das Nichtablaichen reifer Geschlechtsstoffe eine schwere Störung der Geschlechtsthätigkeit zur Folge hat[1]). Diese Störung äussert sich so, dass das betreffende Thier auf 1—2 Jahre vorübergehend unfruchtbar bleiben kann. Wiederholt sich aber, wie bei der Teichforelle, das Nichtablaichen in mehreren Laichperioden hinter einander, so tritt unter Umständen bindegewebige Entartung der Geschlechtsorgane und damit dauernde Unfruchtbarkeit ein.

1) Nach Pflüger's Beobachtung kostet das Nichtablaichen reifer Geschlechtsstoffe den betreffenden Thieren (Fröschen) unter Umständen sogar das Leben. „Wenn man zu der Zeit, wo alle Eier bereits im Uterus des Weibchens liegen und unmittelbar vor der Entleerung die Männchen von den Weibchen sondert, was ich gethan habe, findet man, dass die meisten Weibchen ihre Eier nicht ausstossen können. Die Eier sterben im Uterus ab und auch die Weibchen gehen zu Grunde." Pflüger, Ueber die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Pflüger's Archiv. Bd. XXIX. p. 26.

Digitized by Google

Die Schädigung beschränkt sich aber nicht nur auf die Geschlechtsorgane selbst, sondern sie greift wahrscheinlich auch in die unter Umständen später doch noch reif gewordenen Geschlechtsstoffe ein. Denn es steht fest, dass sich befruchtete Eier solcher Fische (Teichforellen) bei weitem weniger gut entwickeln, als die normaler Thiere. Ob hierbei ausser dem Nichtablaichen noch die übermässige Fettanhäufung durch Mästung mitwirkt und ob vielleicht beide Umstände im inneren Zusammenhang stehen, wird durch weitere Versuche zu ergründen sein.

Dieses Ergebniss wird nicht wunderbar erscheinen, wenn man bedenkt, wie viel Arbeit die Natur auf die Ausbildung der Geschlechtsstoffe bei den niederen Thieren überhaupt verwendet und wie viel verlorene Arbeit wiederum geleistet werden muss, um das gebildete Material wieder zu zerstören und aufzusaugen. Wir haben hier eine schlagende Anwendung des in der organischen Natur allgemein gültigen Gesetzes, dass ein in seiner physiologischen Thätigkeit behindertes Organ eine verhängnissvolle Schwächung erleidet.

Die wichtigsten Ergebnisse meiner Beobachtungen fasse ich in folgenden Sätzen zusammen:

1) Die Unfruchtbarkeit („Sterilität") der Bachforelle ist vorübergehend, kann sich aber über eine oder zwei Laichperioden erstrecken.

2) Die Ursache dieser vorübergehenden Unfruchtbarkeit ist in erster Linie das Nichtablaichen der reifen Geschlechtsstoffe; ob und inwiefern übermässige Fettanhäufung durch Mästung mitwirkt, bleibt zu untersuchen.

3) Werden die Geschlechtsstoffe in mehreren Laichperioden hinter einander nicht abgelaicht (Teichforelle), so kann durch bindegewebige Entartung der Geschlechtsorgane sogar dauernde Unfruchtbarkeit entstehen.

4) **Reife, nicht ausgestossene Geschlechtsstoffe werden resorbirt.**

5) Diese Resorption wird eingeleitet durch einfache Verflüssigung oder durch fettige und schleimige Entartung.

6) Die weissen Blutkörperchen spielen bei der Resorption keine oder nur eine untergeordnete Rolle; ihr Auftreten ist eine Begleiterscheinung.

Digitized by Google

7) **Im Forelleneierstock kommt auch unter normalen Verhältnissen eine Rückbildung von Follikeln vor. Hierbei tritt eine Wucherung und vielleicht Vergrösserung der Granulosazellen auf, während der Dotter fettig entartet.**

8) **Die Ausbildung neuer Geschlechtsstoffe wird durch die nothwendige Resorption alter, nicht ausgestossener Eier und Samenkörper beeinträchtigt und geht nur in dem Masse weiter, als auch die Resorption fortschreitet.**

9) **Reif gewordene Geschlechtsstoffe vorübergehend unfruchtbarer Forellen eignen sich nicht zur Fortpflanzung der Art.**

10) **Zur Forellenzucht muss die unter natürlichen Verhältnissen lebende Bachforelle verwandt werden. Die Teichforelle (Mastforelle) ist nur als Tafelfisch zu verwenden.**

Erklärung der Figuren auf Tafel VII und VIII.

Die Figuren 1—7 sind in $^1/_2$ natürlicher Grösse photographirt und darnach lithographirt. Die Umrisse der übrigen wurden mittels der Camera lucida in der Höhe des Objecttisches entworfen.

Fig. 1. Eierstock einer Teichforelle, 8. Oct. 1885; Gewicht 28,0. Der Eierstock zeigt ein festes Gefüge, nur an der Seite ist durch vielfaches unvermeidliches Berühren der Zusammenhang der Eier gelockert. Alle Eier von gleicher Grösse (ca. 2,5 mm). Normale Entwicklung; keine zurückgebliebenen Eier.

Fig. 2. Eierstock einer Teichforelle, 8. Oct. 1885; Gewicht 34,0. Das Gefüge sehr gelockert, das ganze Organ schlaff. Neben den jungen Eiern (2—2,5 mm) sieht man überall alte, der Rückbildung verfallene. Letztere haben die Entwicklung gestört, trotzdem werden aber die jungen Eier wahrscheinlich in 3—4 Monaten, also noch während der betr. Laichzeit, zur Reife gelangen und die alten Eier resorbirt sein.

Fig. 3. Eierstock einer Teichforelle, 8. Oct. 1885; Gewicht 39,0. Der ganze Eierstock besteht fast nur aus alten Eiern; nur an einzelnen Stellen zeigen sich kleine junge Eier. Die alten Follikel sitzen wie schlaffe Säcke an den Bindegewebssepten. Ihre vollständige Rückbildung ist für die betr. Laichperiode unmöglich, die jungen Eier können nicht mehr reif werden. Dieser Eierstock wird gegen das Ende der Laichperiode, etwa im Januar, unreif (steril) erscheinen und es vielleicht auch noch im nächsten Jahre bleiben.

Digitized by Google

Fig. 4. Reifer normaler Eierstock einer Bachforelle, 15. Nov. 1885; Gewicht 12,0; Gewicht der Forelle 242,0. Grösse der Eier 4—4,5 mm. Zum Vergleich mit

Fig. 6. Unreifer („steriler") Eierstock einer Bachforelle, 15. Nov. 1885; Gewicht 0,23; Gewicht der Forelle 251,0. Grösse der Eier 0,1—0,4 mm.

Fig. 5. Reifer normaler Hoden einer Bachforelle, 22. Nov. 1885; Gewicht 3,2; Gewicht der Forelle 328,0. Zum Vergleich mit

Fig. 7. Unreifer („steriler") Hoden einer Bachforelle, 1. Dec. 1883; Gewicht 0,20; Gewicht der Forelle 252,0.

Fig. 8. Aus einem Schnitt durch den Hoden des Rheinlachses, Trutta salar, 22. April 1884. Fortschreitende Entwicklung. Das Organ sehr blutreich. *c* Capillare zwischen den Wänden der Hodenkanälchen; in letzteren liegen *f* Follikel mit Follikelkernen (*fk*) und Spermatocyten (*s'*); ausserdem Spermatogonien (*s*). Zeiss F. Oc. II. Alkohol absol.; Alauncarmin.

Fig. 9. Aus einem Schnitt durch den unreifen, noch mit einigen alten Eiern durchsetzten Eierstock einer Bachforelle (Versuchsthier, Auel 12./XII. 85). Man sieht die vielfach gefaltete Kapsel eines alten Eies (*eik*), die homogen geworden ist; innerhalb derselben Reste des Hauptdotters (*hd*), des Nebendotters (*nd*) und Mucintröpfchen (*m*). Die Leukocyten (*lc*) liegen sämmtlich ausserhalb der Kapsel. *je* junge Eier, *g* Gefäss. Absol. Alkohol, Hämatoxylin. Zeiss. CC. Oc. I.

Fig. 10. Querschnitt eines Hodenschlauches aus dem Hoden einer unreifen Bachforelle, 1. Febr. 1884. Fortschreitende Entwicklung. Hoden blutreich, im Protoplasma aller Zellen viel Fett. Man sieht Keimzellen an der Wand, einen ausgebildeten Follikel (*f*), die Zellgrenzen undeutlich; das Protoplasma sieht vielfach wie zerrissen aus, da das Fett in ihm durch Einwirkung des absol. Alkohols gelöst ist. Absol. Alkohol, Alauncarmin. Zeiss F. Oc. I.

Fig. 11. Querschnitt durch ein Hodenkanälchen eines in Resorption befindlichen Hodens der Bachforelle, 5. April 1884. An der Wand liegen Keimzellen (Spermatogonien [*s*]), im Innern alte, nicht abgelaichte Spermatozoen, die der Resorption verfallen sind. Dazwischen überall helle Tropfen (*r*), Producte der rückschreitenden Metamorphose. Absol. Alkohol hat das Fett gelöst. Zeiss F. Oc. I. Alkohol absol., Alauncarmin.

Fig. 12. Schnitt durch ein der Rückbildung verfallenes Ei (1,0 mm) aus dem Eierstock einer Bachforelle, die abgelaicht hatte, 16. Dec. 1885. Eine Eikapsel (Zona radiata) ist noch nicht da, einzelne Zellen einer Membrana granulosa sind noch vorhanden (*g*). Das Keimbläschen ist verschwunden. In der Mitte des Eies sieht man eigenthümliche Bildungen (*r*), von denen einige mit Zellen grosse Aehnlichkeit haben. Aus früher p. 159 entwickelten Gründen halte ich sie aber für Dotterballen, Absterbungserscheinungen des der Rück-

Digitized by Google

bildung unterliegenden Eies. Die Verflüssigung beginnt central und peripher. Im Dotter überall kleinere und grössere Fetttröpfchen. *f* Kerne in der Follikelwand. Flemming'sche Mischung, Hämatoxylin. Zeiss F. Oc. I.

Fig. 13. Schnitt durch eine fast leere Eikapsel eines seit 2 Jahren der Resorption unterliegenden Eies (Versuchsforelle 12./XII. 85, Auel). Die Kapsel (*eik*) hat ihre Streifung behalten, beginnt aber in der Richtung der Porenkanäle zu zerfallen. *l* Lücke in der Kapsel. Ueberall dringen Leukocyten (Granulosazellen?) durch die Kapsel in's Innere ein. Absol. Alkohol, Hämatoxylin. Zeiss F. Oc. I.

Fig. 14. Schnitt durch ein Hodenkanälchen. Beginn der Resorption 18. Jan. 1885. Teichforelle. Das Innere des Kanälchens ist fast noch ganz erfüllt mit alten, nicht abgelaichten Spermatozoen (*sp*), deren Schwänze schon resorbirt sind. Die Verflüssigung beginnt an der Wand. Hier liegen solide Kugeln (*k*), die sich durch Jod bräunen, dazwischen Fetttropfen (*f*) und helle Tröpfchen (*r*), die Producte der beginnenden Einschmelzung. Ausserdem sieht man an der Wand einige Keimzellen (*s*) und in der Wand homogene und granulirte Kerne (*kw*). Flemming'sche Mischung, absol. Alkohol, Jodglycerin. Zeiss CC. Oc. I.

Fig. 15. Aus demselben Präparat wie Fig. 12. Follikelgrösse 0,8 mm. Man sieht die sich beim Absterben der Eier bildenden Kugeln (*k*), grosse und kleine. Letztere mehr nach der Wand; zwischen ihnen andere Bildungen, die wohl sicher Zellen sind, da in einigen ein Kern deutlich zu sehen war (*z*). Es sind Granulosazellen oder vielleicht auch zum Theil Leukocyten. Im Dotter überall Fetttröpfchen. *c* Capillare, *fw* Kern in der Follikelwand, *g* Gefäss. Flemming'sche Mischung, Hämatoxylin. Zeiss F. Oc. I.

Ueber eine anomale Opticustheilung.

Von

Prof. Dr. **J. Stilling** in Strassburg.

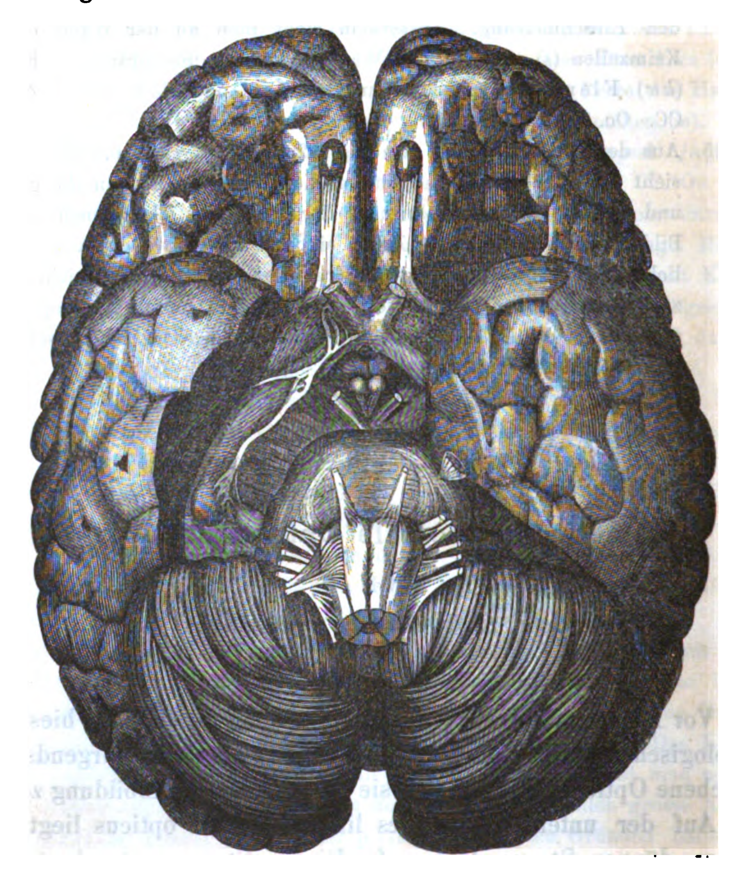
Vor Kurzem fand sich gelegentlich einer Section im hiesigen pathologischen Institut die eigenthümliche, bisher noch nirgends beschriebene Opticustheilung, wie sie die beigefügte Abbildung zeigt.

Auf der untern Fläche des linken Tractus opticus liegt ein zweiter dünner Strang lose auf. Dieser Strang entspringt mit

Digitized by Google

mehreren deutlich ausgeprägten Zacken von der unteren Fläche des Corpus geniculatum laterale. Gegen das vordere Drittel des Verlaufes gegen das Chiasma zu nimmt der Strang ein zweites Bündel auf, welches von der Substantia perforata antica herkommt. Von da ab theilt das ganze Bündel sich vierfach. Die drei stärkeren Züge verlaufen ungekreuzt an der äusseren Seite des linken Sehnerven, und da vollständig vom Hauptstamm durch eine besondere Scheide getrennt, bis zum Auge. Das vierte, beträchtlich schmälere Bündel wendet sich nach der andern Seite, der rechten, und ist seiner Lage nach als gekreuztes Bündel anzusehen.

Was der anatomischen Präparation oder dem Thierexperiment nur mit Mühe darzustellen gelingt, führt hier eine natürliche Variante vor Augen. Das Präparat befindet sich in der Sammlung des hiesigen anatomischen Instituts.



Digitized by Google

(Aus dem physiologischen Institut zu Breslau.)

Ueber Bürstenbesätze an Drüsenepithelien.

Von

Oscar Tornier, stud. med.

Hierzu Tafel IX.

Seit den bekannten Arbeiten von R. Heidenhain und von A. Rollet über die Magendrüsen sind die Epithelien der letzteren nicht blos bei Säugethieren, sondern auch bei Vertretern aller übrigen Wirbelthierklassen so überaus häufig Gegenstand der Untersuchung gewesen, dass prinzipiell neue Befunde an denselben kaum noch zu erwarten schienen. Professor Heidenhain war deshalb nicht wenig überrascht, als er vor ungefähr zwei Jahren zufällig an den in Alkohol erhärteten und mit Hämatoxylin und Kalium bichromicum gefärbten Magendrüsen des Axolotl auf allen die Schläuche auskleidenden Zellen einen Besatz feinster haarähnlicher Gebilde bemerkte, welche ihm früherhin bei hunderten von Magendrüsenpräparaten nirgends aufgestossen waren. Er übergab mir diesen Befund zur weitern Verfolgung mit dem Auftrage, einerseits die Verbreitung dieser bürstenähnlichen Besätze an den Magendrüsen festzustellen, andererseits dem Vorkommen derselben in anderen Drüsen nachzuforschen. Ausführlichere Untersuchungen habe ich nur an den Magendrüsen und an den Nieren angestellt, weil einige beiläufige Durchmusterungen der Speicheldrüsen, des Pancreas u. s. f. ohne positives Resultat blieben. Doch ist die Darstellung der „Bürstenbesätze" so schwierig, dass durch die wenig zahlreichen Beobachtungen, welche ich an letzteren Drüsen mit negativem Ergebniss angestellt habe, ein späteres Auffinden derselben an diesen Orten nicht ausgeschlossen erscheint.

Die Hauptschwierigkeit bei der Auffindung jener überaus zarten und feinen Gebilde liegt in ihrer grossen Vergänglichkeit, welche auch wohl der Grund dafür ist, dass sie bisher der Auf-

Digitized by Google

merksamkeit entgangen sind. Die Drüsenstücke müssen vor Allem frisch in die Erhärtungsflüssigkeit gebracht werden. Als solche bewährt sich absoluter Alkohol nicht immer. Zuverlässig dagegen ist es, die Objekte in einer gesättigten wässrigen Sublimatlösung zu fixiren. Durch einen Zusatz von Kochsalz kann man die Löslichkeit des Sublimats noch steigern, da Chlornatrium mit Quecksilberchlorid ein leicht lösliches Doppelsalz bildet. Da ich aber bald vermuthete, dass jene Besätze leicht veränderliche Attribute der Drüsenzellen seien, so wandte ich eine auf 50° erwärmte Sublimatlösung an, um noch schneller abzutödten.

Unter den Färbemitteln, welche bei der grossen Blässe der Härchen unumgänglich sind, hat sich mir am Meisten die Anwendung des Hämatoxylin und Kalium bichromicum nach Heidenhain bewährt. Die Vorbehandlung mit Sublimat bereitet dieser Färbung einige Schwierigkeiten; denn Alkohol entzieht dem Gewebe das Sublimat nur unvollständig; der Rest des Quecksilbersalzes aber giebt mit neutralem Hämatoxylin einen tiefschwarzen Niederschlag, der erstens selbst undurchsichtig ist, zweitens das Eindringen des Farbstoffes erheblich erschwert. Man hängt daher die Stücke, nachdem sie zwölf Stunden oder beliebig länger in Sublimat gelegen, für einige Stunden in langsam fliessendes Wasser, überbringt sie dann in Alkohol und färbt auf die in Schultze's Archiv Band XXIV pag. 468 angegebene Weise. Wenn man die Färbung unter Ausschluss des Lichtes vornimmt, scheint das Hämatoxylin weniger empfindlich gegen einen Rest von Sublimat zu sein.

Das Ausspülen in Wasser schadet den Präparaten nicht, wie ich mich an empfindlichen Objekten: Retina, Cortisches Organ, Kerntheilungen u. s. w. überzeugte, die auf obige Weise behandelt sehr gute Präparate lieferten.

Die Einbettung geschah durch absoluten Alkohol in Xylol und von hier nach zwölf Stunden in Paraffin.

Die Magendrüsen.

Am leichtesten gelang es mir, bei den geschwänzten Amphibien demonstrative Präparate zu erhalten. Ich untersuchte ausser dem Axolotl noch Salamandra maculata und die beiden einheimischen Tritonen: Triton taeniatus und Triton igneus. Bei allen

Digitized by Google

bot sich folgendes Bild, wenn die Drüsen sich in voller Thätigkeit befanden. Die Zellen, welche in ihrem ganzen Verhalten sich den Belegzellen der Säugethiere anschliessen, setzen sich nicht scharf gegen einander ab; oft gehen Ausbuchtungen vom Lumen aus tief in den Zellleib hinein und die ganze freie Fläche, einschliesslich der Buchten war mit feinen Härchen besetzt. Das Bild der einzelnen thätigen Zelle ist unter starker Vergrösserung folgendes: Der Kern ist farblos mit stark tingirten Kernkörperchen; der dunkel gekörnte Zellleib ist auf dem freien Rande, welcher zum Lumen hinzieht, von einer scharfen schwarzen Linie begrenzt. Ueber dieser Linie nun erhebt sich ein gleichmässiger Saum kurzer haarförmiger Gebilde, die alle senkrecht zur freien Fläche stehen. Ohne sich zu verzweigen oder nach oben zuzuspitzen endigen alle Härchen in gleicher Höhe. Von bekannten Zelltheilen ähneln sie am meisten den ausgestreckten Stäbchen der Darmepithelien, nur stehen sie diesen an Länge und Dicke nach. Es erinnert dadurch der Besatz sehr an die Haare einer Bürste, weshalb der Name „Bürstenbesatz“ nicht ungeeignet erscheint. Fig. I zeigt die Bürstenbesätze an einer quer durchschnittenen Magendrüse eines Axolotl (Alkoholhärtung. Vergr. 550), Fig. II ebendasselbe von Salamandra maculata (Sublimathärtung. Vergr. 550). Zum Vergleiche mögen die Besätze der Darmepithelien eines Axolotl dienen, Fig. VII und die Cilien von Flimmerzellen am Rande der Froschzunge Fig. VIII. Auf Schnitten, welche die Bürstenbesätze schräg treffen, sieht man eine Zahl feiner Punkte; diese zeigen, dass die Härchen gleichmässig über die ganze freie Fläche vertheilt sind.

Eine Flimmerbewegung habe ich an Zupfpräparaten aus dem Tritonmagen in 0,6 % NaCl nicht konstatiren können; auch unterscheiden sich diese Besätze von Flimmerbesätzen durch ihre Vergänglichkeit gegenüber der Resistenz der letzteren und durch ihre viel geringere Länge.

Unter den Anuren habe ich bei der gemeinen Kröte die Bürstenbesätze der Magendrüsen deutlich gesehen.

Bei Anguis fragilis (Fig. III) und Lacerta agilis sind ebenfalls Bürstenbesätze an den Zellen der Magendrüsen vorhanden. Auch hier enthält ja der Magenfundus nur Drüsen mit einer Art von Zellen, so dass das Aufsuchen keine Schwierigkeiten bietet. Freilich werden aber die Härchen entsprechend der geringen Zell-

Digitized by Google

grösse so kurz und dünn, dass schon gute Wasserimmersionssysteme erforderlich sind, um sie klar und direkt zu sehen.

Die grössten Schwierigkeiten bietet die Untersuchung des Säugethiermagens. Hier drängen ja die Hauptzellen fast vollständig die Belegzellen vom Lumen ab, ein freier Rand an letzteren, welcher Bürstenbesätze tragen könnte, fehlt also meist. Nur bei einigen Nagethieren, Maus und Kaninchen, fehlen stellenweise die Hauptzellen im Halse der Fundusdrüsen; an solchen Orten ist es mir einige Male gelungen, die Bürstenbesätze der Belegzellen mit voller Deutlichkeit zu sehen. Fig. IV stellt den Querschnitt des Drüsenhalses aus dem Fundus eines gefütterten Kaninchens dar.

Das Interessanteste an diesen Besätzen der Zellen ist der Umstand, dass sie nur während der Thätigkeit der Drüse vorhanden sind, in der Ruhe aber stets fehlen.

Ausserhalb der Verdauung untersuchte ich zwei Axolotl, mehrere Salamander, sehr viele Tritonen und eine Blindschleiche. In keinem dieser Fälle fand ich Bürstenbesätze (cf. Fig. V, Magendrüse eines Axolotl nach langem Hunger); nur in einigen Drüsen des Axolotl und Salamander eine Reihe feiner Knötchen auf der freien Zellgränze, die sich auch hier in einer schwarzen Linie absetzte. Fig. VI zeigt eine solche Magendrüse von einem Salamander, dem 10 Tage die Nahrung entzogen war. Eine Streifung im oberen Theile des Zellleibes war nicht sichtbar, die etwa auf eingezogene Härchen hätte gedeutet werden können. Eine Täuschung dadurch, dass zufällig die Hungerpräparate weniger gut conservirt gewesen wären, ist wohl ausgeschlossen. Erstens habe ich eine grosse Zahl Thiere untersucht, zweitens gerade solche, bei denen ich die Bürstenhaare im Verdauungszustande nie vermisst hatte; wenigstens nur in solchen Präparaten vergeblich gesucht hatte, die auch sonst offenbar schlecht erhalten waren. Auch die Verengerung des Drüsenlumens im Hungerzustande kann nicht die Ursache sein, weshalb man die Besätze nicht sieht, denn stets finden sich viele Stellen, an denen das Lumen weit genug wäre, den Härchen reichlich Platz zu gewähren.

Allerdings darf man bei der Anfertigung von Hungerpräparaten nicht ausser Augen lassen, dass die Verdauungszeit der Amphibien und Reptilien eine sehr lange ist, die Secretion aber erst Stunden nach Einfuhr von Nahrung lebhaft in Gang kommt. Ein Regenwurm lebt noch eine Stunde im Magen eines Salamanders.

Digitized by Google

Wegen Mangels der chemischen Reizung durch Verdauungsproducte kann demgemäss die Secretion nur eine geringe sein, denn gerade Resorption von Verdauungsproducten regt ja die Secretion am lebhaftesten an. Der Verdauungsprocess selbst verläuft sehr langsam. Noch vier Tage nach der Fütterung ist ein grosser Theil der eingeführten Speise im Magen vorhanden, also wohl auch noch die Secretion im Gange. Im Winter verlaufen diese Vorgänge vielleicht noch langsamer. Hungerpräparate entnahm ich daher meist Thieren nach vierzehntägiger oder längerer Nahrungsentziehung. Ferner schloss ich alle Mägen von der Untersuchung aus, in welchen Eingeweidewürmer sassen, da diese durch mechanische Reizung leicht zu Täuschungen hätten Anlass geben können. An Präparaten, die mit diesen Kautelen angefertigt waren, habe ich nie, trotz wochenlangen Durchmusterns, Bürstenbesätze gesehen.

Diesem Verhalten glaube ich auch zuschreiben zu müssen, dass es mir auffälliger Weise bei dem gemeinen Wasserfrosche nie gelungen ist, die Besätze zu finden. Die Thiere waren wahrscheinlich durch längeren Hunger, Mangel an Licht und dergl. so heruntergekommen, dass künstliche Fütterung die Magenthätigkeit nicht mehr recht in Gang brachte. Es ist ja doch kaum anzunehmen, dass Verhältnisse, die in drei verschiedenen Wirbelthierklassen wiederkehren, bei der Kröte ebenfalls sich wiederholen, nur bei einer Familie fehlen sollten. Auch bei Tritonen gelangen mir im Winter die Magenpräparate nur mangelhaft.

Was bedeuten nun die Bürstenbesätze? Unzweifelhaft hängen sie functionell mit der Secretion zusammen, denn mit ihr erscheinen und verschwinden sie, und zwar ebenso nach Pilocarpininjection, wie nach der natürlichen Reizung durch Nahrung. Functionslose Reste embryonaler Flimmerzellen sind sie also sicher nicht. Ebensowenig können sie zur mechanischen Herausbeförderung des Secretes dienen, da sie eben keine Bewegung zeigen. Eine Resorption wegen der Aehnlichkeit mit dem Zottensaume wird wohl auch Niemand in den Magendrüsen vermuthen, namentlich da nicht nur einzelne, sondern sämmtliche Belegzellen, d. h. alle Drüsenzellen des Amphibienmagens im Fundus mit diesen Besätzen ausgestattet sind, die Drüsenschläuche also bis zum untersten Ende resorbirende Function haben müssten. Kurz gesagt: es hängen die Bürstenbesätze mit der Secretionsthätigkeit zusammen; aber das Wie lässt sich noch nicht entscheiden.

Digitized by Google

Die Nieren.

Die Bemerkung meines Freundes Martin Heidenhain, Bürstenbesätze ähnlich denen des Magens in der Geschlechtsniere des Axolotl gefunden zu haben, veranlasste mich auch die Nieren zu untersuchen.

Die Harnkanälchen der Amphibienniere haben bekanntlich vier Abschnitte: an die Malpighische Kapsel schliesst sich ein schmaler Abschnitt an, seine Zellen sind klein und tragen je einige lange Cilien (in dieses Kanalstück mündet seitlich bei den geschwänzten Amphibien der ähnlich gebaute Kanal des Wimpertrichters). Der erste Abschnitt erweitert sich am Ende, die Zellen werden gross und bauchig, tragen keine Cilien und führen im Protaplasma eingestreut Schollen von gelbem Pigmente. Dieser zweite vielfach gewundene Abschnitt entspricht dem Tubulus contortus der Säugerniere. Der sich daran anschliessende kurze dritte Abschnitt gleicht mit seinem Flimmerepithel wieder ganz dem ersten Theile oder Halse. An ihn schliesst sich ein Abschnitt mit Zellen, deren Protoplasma den Heidenhain'schen Stäbchenzerfall zeigt. Sodann folgen die Ausführungsgänge.

Mit Benutzung obiger Methode findet man im zweiten Abschnitte der Harnankälchen schöne grosse Bürstenbesätze bei allen Amphibien, die zur Untersuchung kamen; bei Axolotl, Salamander, Triton (cf. Fig. IX), Frosch (cf. Fig. X). Die Säume entsprechen ganz denen der Belegzellen, nur sind sie etwas grösser; sonst passt die Beschreibung der einen auch auf die anderen.

Die Zellen, welche die Säume tragen sind gross, bauchig, ohne Stäbchenzerfall des Protoplasmas und mit gelbem Pigmente erfüllt. Sie liegen in einem Kanale, in den ein wimpernder Gang sich fortsetzt, kurz er ist sicher der zweite Abschnitt der Harnkanälchen, der eigentliche Tubulus contortus, welcher die Bürstenzellen führt. Eine Verwechslung mit Fussstücken abgebrochener Wimpern aus dem Halse oder dritten Abschnitte der Harnkanälchen oder auch aus dem Wimpertrichterkanale kann unmöglich stattgefunden haben, da die Wimperzellen ganz klein sind, kein Pigment enthalten und nur wenig lange Cilien tragen, während die grossen pigmenthaltigen Bürstenzellen sehr zahlreiche Bürstenhärchen besitzen.

Digitized by Google

In dem vierten Abschnitte der Harnkanälchen, dem breiten Theile der Henle'schen Schleife, zeigen die durch Stäbchenzerfall leicht kenntlichen Zellen bei den Amphibien keine Besätze.

Ebenso wie bei den Amphibien, fand ich in den pigmenthaltigen Kanälchen der Blindschleichenniere Bürstenbesätze (cf. Figur XI).

Entsprechend den Verhältnissen der Amphibienniere tragen auch in der Säugethierniere die Tubuli contorti Bürstenbesätze auf den Heidenhain'schen Stäbchenzellen (cf. Fig. XII, Kaninchenniere). Die Bürstenhaare stehen hier ebenfalls auf einer schwarzen Linie, durch die sie von der übrigen Zelle getrennt werden. Eine Beziehung zwischen Bürstenhaaren und Heidenhain'schen Stäbchen ist nicht zu erkennen, eigentlich auch gar nicht zu erwarten, denn es kommt ja Stäbchenzerfall ohne Bürsten vor, in den breiten Theilen der Henle'schen Schleifen und den entsprechenden Kanälen der Amphibienniere, andrerseits gibt es Bürstenbesätze ohne Stäbchenzerfall der betreffenden Zellen.

Die Bürstenhaare sind in ein und demselben Schnitte sehr verschieden entwickelt, in einem Lumen sind sie lang vorgestreckt und weit auseinandergespreizt, im anderen etwas kürzer, eng, genau parallel stehend, im dritten Kanale sieht man nur einen schmalen gestrichelten Saum, manchmal fehlt auch die Strichelung und nur ein schmaler homogener Saum begrenzt die Zelle, zuweilen vermisst man auch diesen. Ebenso inconstant und in derselben Weise sich verändernd sind die Besätze der Amphibienniere (vergl. die nicht schematische Fig. X aus der Froschniere). Es bieten sich demgemäss Bilder, deren Mannigfaltigkeit vollkommen der Veränderlichkeit der sogenannten Stäbchenbesätze an den Darmepithelien entspricht.

Offenbar weist dieses verschiedene Verhalten der Besätze auf functionelle Veränderlichkeit hin. Es ist doch kaum anzunehmen, dass in zwei benachbarten Tubulis eine so verschiedene Conservirung stattgefunden haben sollte, dass in einem die Besätze gut erhalten, in einem anderen völlig verschwunden sein sollten.

Eine recht genaue Beschreibung dieser Bürstenbesätze aus den Tubulis contortis der Mäuseniere gibt Klein in „Histological notes. Quarterly Journal of microsc. science 1881. pag. 231". Nur deutet er sie als Analoga der Wimperzellen aus der Amphibien-

Digitized by Google

niere. Wohl durch diese Voraussetzung irregeleitet, behauptet er, dass sie nur in nächster Nähe der Bowman'schen Kapsel sich fänden. Diese kurze Notiz ging aber so in Vergessenheit über, dass Marchand, als er bei Gelegenheit einer in seinem Institut ausgeführten Arbeit von Lebedeff (Virchow's Archiv Bd. 91. S. 267) die Säume von Neuem entdeckte, über ihre normale oder pathologische Natur in Zweifel blieb. Im vorigen Jahre besprach Marchand dieselben von Neuem bei Gelegenheit der Naturforscherversammlung in Strassburg (Tageblatt Seite 422) mit folgenden Worten:

„Ueber das Auftreten eines eigenthümlichen gestrichelten Saumes an der Innenseite der Epithelien der Tubuli contorti der Niere, welcher unter gewissen Umständen sehr deutlich zu beobachten ist."

„Der Vortragende sah denselben zuerst an Hundenieren bei Hämoglobinurie durch chlorsaures Kali, konnte ihn aber sodann auch an menschlichen Nieren, besonders in Fällen sogenannter parenchymatöser Trübung, bei sehr acut verlaufender Phosphorvergiftung vor Eintritt stärkerer Verfettung, in den Nieren bei Eklampsie und in anderen ähnlichen Fällen, zuweilen mit so grosser Deutlichkeit beobachten, dass vollständig das Aussehen von Flimmerepithel vorhanden war. Dieselbe Erscheinung ist seitdem vorübergehend auch von Cornil und Brault erwähnt und abgebildet nnd sodann von Langhans beobachtet worden (Virchow's Archiv Bd. 99, S. 227). Ueber die Bedeutung dieses flimmerartigen Saumes ist der Vortragende noch nicht vollkommen im Klaren, da Versuche, die Erscheinung bei Thieren experimentell hervorzurufen bis jetzt noch kein befriedigendes Resultat hatten. An frischen normalen Nieren war der Saum bisher nicht zu finden, dennoch möchte der Vortragende das Auftreten desselben nicht ohne Weiteres für pathologisch erklären; er ist vielmehr geneigt, anzunehmen, dass ein in der Regel homogen aussehender Saum an der Innenseite des Epithels unter gewissen Umständen durch Auseinanderreissen der einzelnen Elemente die eigenthümlich cilienähnliche Beschaffenheit erhält. Bei vorgeschrittener Verfettung und dadurch bedingter stärkerer Anschwellung der Zellen schwindet der Saum wie es scheint durch Abbröckeln. Ueberhaupt ist derselbe sehr hinfällig; am besten sah ihn Vortragender an Osmiumsäurepräparaten. Die weitere Untersuchung behält sich der Vortragende noch vor."

Digitized by Google

Nachdem ich die mannigfaltigen Bürstenbesätze in den normalen Nieren gesehen, war es das nächstliegende, den Versuch zu machen, durch Unterdrückung der Harnsekretion die Bürsten der Niere zum Verschwinden zu bringen.

Durchtrennung der Medulla oblongata hebt die Sekretion auf, durch Herabsetzung des Blutdrucks, aber nur die Thätigkeit der Glomeruli wird dadurch gehemmt, wie ja Heidenhain durch Injektion von Indigschwefelsaurem Natron in das Blutgefässsystem so operirter Thiere nachgewiesen hat. (cfr. Hermann, Handbuch V, I. pg. 345.) Curare hemmt ebenfalls nur einen Theil des sekretorischen Apparates der Niere, denn dieses Gift wird ja selbst durch die Niere ausgeschieden, was sich offenbar mit einer völligen Lähmung dieser Organe nicht verträgt. Unterbindung der Gefässe würde wieder so alterirend auf das Gewebe wirken, dass ein dadurch hervorgerufenes Fehlen der Besätze gar nichts bewiese. Durch Sekretionssteigerung die Veränderlichkeit der Bürsten nachzuweisen hat ebenfalls sein Missliches. Bei der stets vorhandenen grossen Ungleichheit der Besätze ist es schwierig, objektiv zu beurtheilen, ob in der einen Niere mehr Bürsten als in einer andern weit vorgestreckt sind. Die Beobachtung Marchand's aber, der die Fortsätze nach gewissen Vergiftungen konstatiren konnte, spricht dafür, dass durch die Einführung jener Stoffe die Zellen der Tubuli contorti angeregt werden, ihre Bürstenhaare weit hervor zu strecken. Bei Vergiftung mit chlorsaurem Kalium ist es z. B. sicher, dass Reizung des Epithels der Tubuli stattfindet. Es wird durch jenes Gift Zerstörung der Blutkörperchen bewirkt, die Zerfallsprodukte der Blutkörperchen passiren aber die Zellen der Tubuli contorti.

Um dem Missverständnisse vorzubeugen, dass es sich hier um Flimmerzellen handele, sei nochmals erwähnt, dass in schnell angefertigten Zupfpräparaten aus fünf Tritonnieren die Bürstenhaare stets in Ruhe waren, während gleichzeitig die Cilien der zweiten Abschnitte noch sehr lebhaft schlugen. Auf Zusatz von Chromsäure zum Präparate zerbröckelten erstere vollständig und verschwanden, letztere blieben erhalten.

Digitized by Google

Die Bürstenbesätze sind keineswegs ganz neu aufgefundene Attribute secernirender Zellen. Schon 1871 erwähnt Verson an den Lieberkühn'schen Drüsen des Dünndarmes einen Besatz entsprechend dem der Zottenepithelien. Auch hier ist der Saum inkonstant. Hoppe-Seyler schloss aus den Besätzen allerdings, dass die Funktion der Lieberkühn'schen Drüsen eine resorbirende sei, da ihre Zellen analog den Zottenepithelien gebaut seien. Hierdurch sah er sich aber weiterhin genöthigt, die Sekretion von Darmsaft ganz zu leugnen. Durch diese Consequenz nun untergräbt er selber seine Hypothese, denn an Hunden mit Vella'scher Darmfistel sieht man während der Verdauung reichliche Sekretion. Eher möchte man auf Grund dieser Befunde die Vermuthung aussprechen, dass die Zottenepithelien neben ihrer resorbirenden auch sekretorische Funktion haben.

In den Drüsen wirbelloser Thiere scheinen Bürstenzellen noch häufiger vorzukommen. In seiner Arbeit über den Darmkanal der Crustaceen (Schultze's Arch. XXV) sagt Frenzel sogar: „Der alle Zellen gleichmässig überziehende Zellsaum ...., welcher in so vielen drüsigen Organen die Epithelzellen überzieht ..." In seiner Arbeit über Mitteldarmdrüsen der Mollusken stellt er aber diese Besätze in eine Reihe mit Flimmercilien. Ueber ihre Veränderlichkeit sagt er nichts.

Die Kenntniss dieser Besätze im Bojanus'schen Organe, dem Exkretionsorgane der Lamellibranchier, verdanke ich der Mittheilung meines Freundes Martin Heidenhain. An diesem Orte waren sie vorher nicht bekannt. In dem Präparate, das ich gesehen, überzog ein feiner Bürstensaum die Zelloberfläche.

In der „Leber" der Assel sah ich frisch und im gefärbten Präparate feine Härchensäume. In einer gefärbten „Krebsleber" ebenfalls.

Frisch sah ich Besätze feiner Härchen an den Malpighi'schen Gefässen (Exkretionsorganen) der Bärenraupe. In allen diesen Fällen fällt die Uebereinstimmung mit Bürsten ohne Weiteres in's Auge.

Diese ausserordentliche Verbreitung in den verschiedensten Drüsen lässt wohl auf eine grosse Bedeutung der Fortsätze für den Sekretionsact schliessen. Durch die bei Belegzellen, Tubulis contortis und Lieberkühn'schen Drüsen unzweifelhafte Veränder-

Digitized by Google

lichkeit je nach dem Funktionsstadium wird dieser Schluss noch bestätigt. Was aber ihre Thätigkeit ist, das bleibt noch unklar. Ihre Auffindung beweist von Neuem, dass der Absonderungsvorgang Verwicklungen in sich schliesst, welche vorläufig jedem Verständnisse entrückt sind.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IX.

Fig. 1. Querschnitt durch eine Fundusdrüse des Axolotl. Futterzustand (Alkohol).

Fig. 2. Querschnitt durch eine Fundusdrüse von Salamandra. Futterzustand.

Fig. 3. Querschnitt einer Fundusdrüse von Anguis fragilis während der Verdauung.

Fig. 4. Querschnitt durch den Hals einer Fundusdrüse. Kaninchen. Futterzustand.

Fig. 5. Fundusdrüse des Axolotl. Hunger.

Fig. 6. „ der Salamandra. 10 Tage Hunger.

Fig. 7. Darmepithel des Axolotl. (Osmiumsäure.)

Fig. 8. Flimmerzellen vom Rande der Froschzunge.

Fig. 9. Tubulus contort. der Triton-Niere.

Fig. 10. „ „ „ Frosch-Niere.

Fig. 11. „ „ „ Blindschleichen-Niere.

Fig. 12. „ „ „ Kaninchen-Niere, Bürstenbesätze gross.

Fig. 13. „ „ „ Kaninchen-Niere, Bürstenbesätze als gestrichelter Saum sichtbar.

Die Vergrösserung beträgt 550.

Das Fehlen der Kerne in einzelnen Zellen erklärt sich daraus, dass bei der Schnittdicke von 0,005 mm jede Zelle in mehrere Schnitte zertheilt wird.

Digitized by Google

Biologische Untersuchungen.

II.

Weitere Beiträge zur Bastardirung zwischen den einheimischen Anuren.

Von

G. Born, Prosector und Professor extraord.

(Aus dem anatomischen Institut zu Breslau.)

Hierzu Tafel X, XI u. XII.

Durch den voranstehenden Titel kennzeichnet sich die folgende Arbeit als eine Fortsetzung des im Pflüger'chen Archiv B. XXXII im Jahre 1883 erschienenen Aufsatzes (Litteraturreg. N. III).

Ueber die wesentlichsten Resultate habe ich schon am 23/8. 84 in einem vor der medicinischen Sektion der schles. Gesellsch. f. vaterländ. Cultur gehaltenen Vortrage (Litteraturreg. No. IV) vorläufigen Bericht erstattet. Die ausführliche Darstellung der dort niedergelegten Resultate konnte erst spät erfolgen, weil ich vorher meine Untersuchungen über den Einfluss der Schwere auf das Froschei zu einem gewissen Abschluss und zur Veröffentlichung bringen musste; auch war die Bearbeitung des angesammelten und im Sommer 1885 wieder vermehrten Materiales ganz besonders mühselig und zeitraubend; trotz aller verbesserten Methoden der Neuzeit erfordert die Anfertigung und Durchsicht von einigen Hundert Schnittserien ebenso viel Sorgfalt wie Musse.

Wer sich damit beschäftigt hat, weiss auch, dass grade die dotterkörnerreichen Eier der Anuren vor und in den ersten Stadien der Furchung ganz besondere technische Schwierigkeiten bieten; dieselben neigen sehr zum Zerfall und setzen einer distinkten Kernfärbung ganz abnormen Widerstand entgegen. Auch die Gewinnung eines vorwurfsfreien Materials von bastardirten Eiern ist durchaus nicht leicht, wie sich wohl aus der unten beschriebenen

Digitized by Google

Methodik der Versuche genugsam ergeben wird. Zeit und Gelegenheit zu den Versuchen sind von vielen unberechenbaren Zufällen abhängig und gehen sehr rasch vorüber, um erst nach Jahresfrist wiederzukehren. Beim Versuche selbst weiss man häufig nicht, welche Stadien man am nöthigsten zur Schnittuntersuchung braucht; eine einzige fehlende Notiz im Protokoll macht die Mühen von Tagen vergeblich, dabei ist der Fehler meist im laufenden Jahre nicht mehr reparabel und was dergl. Schwierigkeiten mehr sind.

Das mag entschuldigen, wenn die Resultate noch hier und da eine Lücke bieten, doch hoffe ich, die wichtigsten Fragen, die ich in meiner ersten Arbeit berührt habe, der Lösung wesentlich näher geführt zu haben.

Die im Text benützten Abkürzungen für die verschiedenen Anurenarten sind folgende: R. f. = Rana fusca; R. a. = Rana arvalis; R. e. = Rana esculenta; B. c. = Bufo cinereus: B. v. = Bufo variabilis; B. ca. = Bufo calamita; Bo. i. = Bombinator igneus; P. f. = Pelobates fuscus; H. a. = Hyla arborea.

Methodik der Bastardirungsversuche.

Alle für die Versuche benützten Schalen, Bechergläser, Pipetten u. dergl. waren absolut lufttrocken. Bei den Versuchen des Jahres 1884 erhitzte ich die Gefässe kurz vor dem Versuche über der Gasflamme, stellte sie dann sorgsam auf einen reinen Bogen Papier und lies sie abkühlen. Im Jahre 1885 verfuhr ich meist so, dass ich sämmtliche Glas- und Porzellangefässe am Abend in den Ofen des Versuchszimmers stellte, der sehr früh am Morgen geheizt wurde. Wenn ich dieselben dann zum Versuche herausnahm, waren sie nicht nur ganz trocken, sondern auch so stark erwärmt, dass man sie kaum mit der Hand berühren konnte.

Die zum Tödten und Präpariren der Thiere bestimmten Instrumente wurden nach jedem einzelnen Versuche in siedendes Wasser gelegt und zu jedem neuen Gebrauche aus diesem herausgenommen und mit reinem Fliesspapier abgetrocknet. Jedes Thier, sei es Männchen oder Weibchen, wurde, kurz bevor ich dasselbe tödtete, zweimal in $^1/_2$—$^3/_4$% (selten 1%) Salz- oder Schwefelsäure ausgiebig gebadet, dann unter dem Strahl der Wasserleitung abgespült und mit reinem Fliesspapier abgetrocknet; von letzterem

blieb es bei der Decapitation eingehüllt. Dieselbe saure Flüssigkeit diente auch zur Desinfektion der Hände aller beim Versuch betheiligten Personen. — Wenn es irgend anging, wurden die Thiere nach den Geschlechtern und Arten schon am Abend vor dem Versuche isolirt. In vielen Fällen, in denen es sich darum handelte, die ♂ in voller Brunst benützen zu können, war dies freilich nicht möglich. Um die Männchen, namentlich von R. f., längere Zeit in höchster Erregung zu erhalten, ohne zu viel Paare durch Ablaichen für die Versuche zu verlieren, gebrauchte ich einen Kunstgriff, der ein häufiges natürliches Vorkommniss nachahmt.[1]) Ich trennte die Männchen, so wie sie mir gebracht wurden, von den Weibchen und hielt den hochgradig erregten Thieren, gleich nachdem ich das Weibchen aus ihren Armen gerissen hatte, irgend ein Exemplar von anderer Art, aber entsprechender Grösse vor; — den Männchen von R. f. namentlich R. e. beiderlei Geschlechts —; sie umarmten dasselbe begierig und blieben viele Tage auf demselben im Aquarium in voller Brunst sitzen. Das zu der Bereitung der Samenflüssigkeit nöthige Wasser wurde in ein vorher erwärmtes und getrocknetes Gefäss direkt aus der Wasserleitung gefüllt; — nebenbei diente dazu stets ein Leitungshahn in einem besonderen Zimmer, während die Desinfektion und Abspülung der Thiere unter der Wasserleitung des Secirbodens geschah. — Die getödteten Thiere wurden zur Präparation auf einen Bausch Fliesspapier über eine, wie oben angegeben, desinficirte Thonschale gelegt; das Fliesspapier wurde, wenn nach Eröffnung der Bauchhöhle viel Flüssigkeit ausfloss, erneuert oder umgekehrt und die vier Zipfel der Bauchdecken auf dasselbe umgelegt. Meist begann ich damit, dass ich die Weibchen einer Art — in den Frühjahrsversuchen immer die von R. a. — tödtete und eröffnete, um mich zu überzeugen, ob die Eier in den Uterus übergetreten und von normalem Aussehen waren. Dann wurde das Weibchen bei Seite gelegt und nach gehöriger Desinfektion und Abtrocknung der Instrumente die Samenflüssigkeit von den Männchen der anderen Art bereitet; — so oft die am meisten interessirende Bastardirung $\left.\begin{matrix} \text{R. f. ♂} \\ \text{R. a. ♀} \end{matrix}\right\}$ in Frage kam, verfuhr ich fast ausnahms-

1) Wie ich nachträglich sehe, ist Aehnliches schon von De l'Isle (VII) geübt worden.

Digitized by Google

los so, dass ich zunächst, nachdem das ♀ von R. a. aufgeschnitten war, die ♂ von R. f. tödtete, deren Bauchhöhle eröffnete und, wenn es sich um Verdünnungsversuche und dergl. handelte, die betreffende Samenflüssigkeit bereitete.

Dann wurde diese Bastardirung ausgeführt und die zugehörigen Probeeier in reines Wasser gethan. Wenn dies geschehen war, wurden erst die Männchen der anderen zur Bastardirung mit R. a. bestimmten Arten desinficirt u. s. w. und diese Versuche vollendet. Dann kamen Weibchen anderer Arten mit neuen Männchen an die Reihe u. s. w. Die Probebefruchtung der Eier von R. a. mit dem Samen der eigenen Art wurde immer erst viel später ausgeführt, nachdem alle Bastardirungen des betreffenden Tages längst vollzogen waren.

Sobald ich überhaupt ein Weibchen von R. a. in der Versuchsreihe des Tages benützte, wurde während derselben kein Männchen dieser Art auch nur berührt, ja es wurde keins in dem Arbeitszimmer geduldet. — Die Probebefruchtung der Eier von R. a. mit Samen von Männchen derselben Art fand frühstens $1^1/_2$ Stunden nach der Bastardirung, nachdem die Schalen mit den bastardirten Eiern in ein anderes Lokal gebracht worden waren, statt; meistens liess ich aber die Weibchen unter einer Glasglocke oder dergl. vor Verdunstung geschützt an einem kühlen Orte bis zum Nachmittage oder bis zum folgenden Tage mit eröffnetem Uterus liegen und vollzog dann erst den Parallelversuch mit der Samenflüssigkeit des zugehörigen Männchens. Es sei gleich bemerkt, dass sich diese Eier ganz regelmässig und schön furchten und entwickelten. Bei der Bastardirung der Eier anderer Arten liess es sich, da ich eben in erster Linie auf R. a. Rücksicht nahm, wenn die Laichzeit derselben mit der dieser Art zusammenfiel, nicht immer vermeiden, dass nicht Männchen der zugehörigen Art schon vorher am selben Tage benützt waren. Es sei aber auch gleich bemerkt, dass gerade alle in reines Wasser geworfenen Probeeier der übrigen Arten niemals eine Spur von Furchung zeigten (mit einer Ausnahme bei einigen Eiern eines Versuches mit einem ♀ von B. c.), während unter den sehr oft wiederholten Versuchen mit R. a. ♀ doch einige Male, freilich an ganz vereinzelten Eiern, Spuren einer ganz irregulären und verspäteten Furchung auftraten. Es wurde dies nicht bei der aufmerksamen Lupenbetrachtung zur Zeit des Eintritts der Furchung der befruchteten

Digitized by Google

Eier bemerkt, sondern erst am Nachmittag, als ich die Probeeier in kleinen Ballen herausschnitt und auszählte. Unter 299, 206, 308 Probeeiern fand ich je ein unregelmässig gefurchtes, unter 108 sogar einmal deren 5, unter einer grösseren, nicht bestimmten Zahl einmal 3. Diese Eier wurden sogleich skizzirt und isolirt, nie hat sich eins derselben weiter entwickelt, alle verdarben.

Einige derselben wurden am Abend des Versuchstages conservirt und auf Schnitten mikroskopisch untersucht; über die dabei gewonnenen Resultate werde ich sogleich berichten. Die Spuren von Furchung bestanden darin, dass diese Eier am Nachmittage, wo die unter denselben Bedingungen gehaltenen befruchteten Eier längst durchgefurcht waren, entweder ein Stück einer einzigen hakenförmigen Furche zeigten, oder kurze Furchungsstrahlen, die von den Ecken einer kleinen polygonalen Polzelle ausgingen, oder verschiedene, isolirte und verschieden gerichtete kurze Furchungsstücke, oder nur einige warzenartige Vorsprünge, oder unregelmässig verzweigte Furchungslinien, die ganz ungleiche Theilstücke einschliessen; alles Bilder, die mir von den Bastardbefruchtungen her wohl bekannt waren. Anfangs war ich im Zweifel, ob es sich um wirkliche Furchen handelte, namentlich da die in Wasser geworfenen Eier von B. c. ganz ausnahmslos eine eigenthümlich zerknitterte Oberfläche zeigen, die freilich mit dem Bild der Furchung nicht zu verwechseln ist. Die mikroskopische Untersuchung der conservirten Eier belehrte mich aber, dass die unregelmässige Furchung durch zahlreiche in diese Eier eingedrungene Spermatozoen veranlasst war, ganz wie ich es unten für die mit R. f. bastardirten Eier beschreiben werde.

Woher stammen nun diese Spermatozoen? Nach reiflicher Ueberlegung scheinen mir zwei Möglichkeiten beachtenswerth. Entweder liegt die Erscheinung vor, auf deren mögliches Eintreten schon Spallanzani hingewiesen hat; das Weibchen von R. a. hatte Spermatozoen-haltiges Wasser durch den Anus aufgenommen und dieses war in Spuren in den Uterus eingedrungen und dort von einzelnen Eiern aufgesaugt worden. Dabei müsste man freilich die Hülfshypothese machen, dass diese Eier dadurch so sehr geschädigt wurden, dass sie mehrere Spermatozoen in sich eindringen liessen, durch welche dann die unregelmässige und unvollständige verspätete Furchung ausgelöst wurde. Oder es hat bei diesen Versuchen ein ganz anderer, viel einfacherer Vorgang

Digitized by Google

stattgefunden, auf dessen Möglichkeit ich erst bei späterem Nachdenken gekommen bin. Mit voller Absicht entnahm ich die Probeeier oft erst zwischen oder nach den Bastardirungsversuchen aus dem Uterus. Das Weibchen lag also mit geöffnetem Uterus in der Nähe, während ich über die Eihaufen die prall mit milchweissem Samen gefüllten Samenblasen einer R. f. aufschnitt; es ist die Möglichkeit nicht abzuweisen, dass in den oben beschriebenen Fällen ein Tröpfchen des concentrirten Samens beim Aufschneiden bis auf die im Uterus blosliegenden Eier gespritzt ist, wonach dann in diesen Eiern die unregelmässige Furchung in der Weise wie bei den bastardirten Eiern zu erklären wäre. — Sei dem, wie ihm wolle, für die Beurtheilung des Resultates unserer Versuche kommt es nicht in Betracht; denn in den nach Dutzenden zählenden Versuchen hat sich aus den stets untersuchten und aufbewahrten Probeeiern nie ein Ei regelmässig gefurcht und entwickelt. Grade also für die bei der Bastardirung R. f. ♂ / R. a. ♀ regelmässig gefurchten und bis zur Vollendung der Metamorphose entwickelten Eier kann nach der Untersuchung der in Wasser geworfenen Probeeier — abgesehen vor allem anderen, wie von den unten zu beschreibenden väterlichen Merkmalen an den Bastarden u. s. f. — mit voller Sicherheit behauptet werden, dass sie durch den Samen der fremden Art befruchtet sind.

In einem Falle ergab die Parallelbefruchtung der Eier von B. c. mit dem Samen der eignen Art viele unregelmässig gefurchte Eier; es handelt sich in diesem Falle um einen am Ende der Laichperiode ausgeführten Versuch, die Männchen waren schon längere Zeit in Gefangenschaft. Ueber die Gründe dieser Erscheinung werde ich später berichten.

Die Aufbewahrung der Thiere, die Aufzucht der Larven u. s. w. geschah nach den früher von Pflüger und mir angegebenen Regeln. Einer ganzen Reihe von Herren bin ich für die Zusendung verschiedener Frösche und Kröten zu grossem Danke verpflichtet, wenn freilich diese Sendungen nicht immer in brauchbarem Zustande hier anlangten. Ich spreche hiermit für ihre freundliche und nicht geringe Mühewaltung meinen besten Dank aus: vor allem meinem Freunde Professor Steiner in Heidelberg, dann den Herren Professoren Strasser in Freiburg, Stöhr in Würzburg, Langendorf in Königsberg, Gierke in Breslau, M. Braun in Dorpat, Canestrini in Padua, Palmén in Helsingfors.

Digitized by Google

Methodik der mikroskopischen Untersuchung.

Die mikroskopische Untersuchung der Anuren-Eier geschah in der Weise, dass dieselben in continuirliche Schnittserien zerlegt wurden. Die Eier wurden zum Abtödten in nahzu siedendes Wasser geworfen. Wenn sie in demselben 5—10 Minuten verweilt hatten, war es, wie dies Hertwig gezeigt hat, leicht, dieselben mit der Scheere aus ihren Hüllen zu befreien. Nur bei den Schnüren des Krötenlaiches fand ich dann mitunter noch Schwierigkeiten. Die Auslösung gelang leichter, wenn dieselben in $^1/_2$—2 procentiger Glaubersalzlösung erhitzt waren, doch hatten nach dieser Behandlung die Eier mitunter insofern gelitten, als die äussersten Schichten derselben Neigung zum Abbröckeln zeigten. Die weitere Conservirung geschah in 70—90 % Alkohol. Ich fand bald, dass es nöthig sei, jedes Ei vor dem Schneiden zu untersuchen, den Oberflächenbefund zu protokolliren und in vielen Fällen auch zu skizziren. Gewöhnlich war auch die Schnittführung in bestimmter Richtung wünschenswerth, mindestens mussten die Schnitte durch den dunklen und hellen Pol des Eies hindurchgehen. Nach der Imbibition mit Paraffin ist eine exacte Orientirung an den meist stark pigmentirten Eiern mit kleinem hellen Felde (R. fusca, Bufones u. s. f.) selbst nur in Bezug auf die beiden Pole vor Eintritt der Furchung fast unmöglich. Ich half mir dadurch, dass ich die gewünschte Richtung an dem Ei, von dem der Oberflächenbefund fixirt war, durch farbige Punkte bezeichnete. Die Farben (roth, gelb, weiss, grün) waren in einer verdünnten Lösung von Gummi arabicum verrieben. Das Ei wurde mit einem siebartig durchbohrten Löffelchen aus dem Spiritus gehoben, die Flüssigkeit abgesaugt; dann wurden, wenn die Eioberfläche grade trocken erschien, unter der Lupe die Farbenpunkte in der gewünschten Richtung mit feinen Pinseln aufgesetzt und ihre Zahl und Stellung in das Protokoll eingetragen. Darauf kamen die Eier in absoluten Alkohol und wurden in gewöhnlicher Weise für's Schneiden vorbereitet. Das Aufstellen auf dem Mikrotom in der durch die Farbenpunkte bezeichneten Richtung geschah nach der in meiner Arbeit (No. V des Litteraturverzeichnisses) angegebenen Methode mittelst des dort nochmals beschriebenen kleinen Instrumentchens. Ich erlaube mir, das ganze Verfahren, ebenso wie das Instrumentchen zu ähnlichen Zwecken wiederum zu empfehlen.

Digitized by Google

Sehr zu statten kam mir die vom Grafen Spee neuerdings empfohlene Bändermethode, die die Anfertigung und das Auflegen von Schnittserien ganz bedeutend abkürzt.

Mir ist es nicht gelungen, Anureneier vor Eintritt der Furchung so im Ganzen zu färben, dass sich die Pronuclei durch stärkere Tinktion deutlich auszeichneten. Die Dotterkörner haben eine so intensive Anziehungskraft für alle mir bekannten Farbstoffe, dass selbst bei Färbung der aufgeklebten Schnitte viele sonst gut differenzirende Farbstoffe vollständig versagen, Z. B. habe ich mit Haematoxylin, nach allen möglichen Vorschriften verwandt, durchaus kein Glück gehabt. Nach vielen äusserst zeitraubenden Versuchen habe ich schliesslich nur zwei Methoden gefunden, die leidlich gute Resultate gaben. Die eine bestand darin, dass ich die Schnitte mit P. Mayer'schem Eiweissglycerin anklebte und sie in ganz neutralem starken Pikrokarmin mit nachfolgendem Einlegen in angesäuerten Alkohol oder schwach saures Glycerin färbte. Sobald das Pikrokarmin etwas mehr Ammoniak enthält, lösen sich die Schnitte leicht ab. Nach dieser Methode habe ich die meisten Präparate angefertigt. Die zweite Methode war folgende. Die Schnitte wurden in der von Wieger und mir angegebenen Weise mit Quittenschleim aufgeklebt und in einer Mischung gefärbt, die aus 3 Raumtheilen concentrirter wässeriger Nigrosinlösung und einem Raumtheile schwach mit Salz- oder Salpetersäure angesäuerter concentrirter Pikrinsäurelösung bestand. Eine solche Mischung wurde mir aus Fol, Lehrbuch der vergl. mikrosk. Anat., bekannt, sie ist zuerst (ohne Säurezusatz) von Pfitzer angegeben worden. Diese Mischung hat den Vorzug, dass die verschiedenen Dottersubstanzen verschiedene Nüancen von hellblau bis grün annehmen, während die Kerne scharf dunkelblau hervortreten. Die brillantesten Resultate gibt diese Färbung übrigens, wenn die Eier vorher mit Chromsäure behandelt waren, dann bleiben alle Dottersubstanzen hellgelb oder hellgrün, während die Kerne scharf dunkelblau tingirt werden. Alle übrigen Anilinfarben, die ich versucht habe, gaben mir nur mangelhafte Resultate.

Untersuchung normal befruchteter Eier verschiedener Anuren.

Obgleich ich schon für meine Arbeit über die Schwere mehr als 100 regulär befruchtete Eier geschnitten und dabei constatirt hatte, dass in diesem Falle immer nur eine Spermatozoe in das Ei

gelangt, die sich in einen Spermakern verwandelt, welcher in's Ei eindringend einen Pigmentstrang hinter sich auszieht, habe ich doch zu dieser Arbeit noch eine ganze Anzahl Schnittserien angefertigt, um diesen zuerst von Hertwig aufgestellten Satz auch für Eier, welche nicht in Zwangslage gehalten und nicht einer abnormen Wirkung der Schwere unterworfen waren, zu bestätigen.

Diese Bestätigung ist auch vollständig gelungen; die Ausnahme, die ich sogleich zu erörtern haben werde, bekräftigt nur die Regel. — Wenn man die Eier zwei Stunden nach der Befruchtung untersucht, findet man am Ende der Pigmentstrasse einen der oberen Peripherie parallel gestreckten, hellen Raum und in demselben dicht nebeneinander zwei Kernchen, den in Conjugation begriffenen männlichen und weiblichen Vorkern. Untersucht wurden 19 Eier von R. a., 6 von B. c., über ein Dutzend von P. f. und 7 von R. e. Bei R. a. ist die Pigmentstrasse sehr dick, massig und lang, etwas weniger bei B. c., sehr merklich dünner bei P. f. und kaum zu unterscheiden, ganz blassbraun, bei R. e; — im Ganzen richtet sich also die Dicke der Pigmentstrasse nach der Dicke und Intensität der Pigmentirung der dunklen Dotterrinde, doch werde ich unten zeigen, dass dieselbe in ihrer Entwicklung auch von den Spermatozoen abhängig ist, denn Samenkörper von P. f. bewirken an Eiern von B. c. eine ebenso dünne Pigmentstrasse, wie an denen ihrer eignen Art[1]).

Ausser den 19 Eiern von R. a., welche das gewöhnliche Verhalten darboten, fanden sich noch zwei mit Besonderheiten. Das

---

1) Bei P. f. kann man die Eintrittsstelle der Spermatozoe fast immer schon am unverletzten Ei erkennen; — sie sieht aber nicht ganz so aus wie die Trous vitellins, die Bambecke bei den Urodelen beschrieben hat, sondern wird durch einen intensiv schwarzen, unregelmässig begrenzten Fleck im dunklen Felde — nicht am oberen Pol — gebildet. An allen Eiern, die ich schneiden wollte, fiel mir diese Stelle auf, ich kennzeichnete dieselbe durch einen Farbenfleck und konnte an den meridional durch den Farbenfleck gelegten Schnitten regelmässig constatiren, dass ich die Eintrittsstelle der Spermatozoe getroffen hatte. Ueber die Verwerthung dieser Beobachtung später. Hier sei nur bemerkt, dass der Grund der Erscheinung folgender ist. P. f. hat im Vergleich zu den braunen Fröschen und den Kröten eine nur mässig schwarzbraun gefärbte Dotterrinde von geringer Dicke; wenn sich in derselben an der Eintrittsstelle der Spermatozoe eine immerhin erhebliche Pigmentansammlung bildet, so tritt sie als intensiv schwarzer Fleck aus dem übrigen dunklen Felde hervor.

Digitized by Google

eine besass ausser der gewöhnlichen, voll entwickelten Pigmentstrasse noch eine zweite kürzere und dünnere, welche in ihrem Ende aber ebenfalls einen deutlichen Kernhof zeigte. Das 2. Ei dagegen enthielt sehr zahlreiche unregelmässige und verzweigte Pigmentstrassen, die von den verschiedensten Stellen der Oberfläche ausgingen und eine grosse Zahl von Kernen trugen, ganz wie das unten von den bastardirten Eiern beschrieben werden wird. Dieses Ei war mir aber schon bei der Lupenbetrachtung aufgefallen und eben wegen seiner Besonderheiten geschnitten worden; im Protokolle ist bemerkt, dass dasselbe an verschiedenen Stellen des dunklen Feldes sehr rauh und fleckig erschien. Wie ist diese Abweichung zu erklären? Ich glaube, die ausreichende Erklärung gibt das Protokoll über die Befruchtung, der das Ei entstammt. Dieselbe geschah sehr spät (für das betreffende Jahr!), am 8./4. 84. Das Weibchen war über 8 Tage schon mit den Eiern im Uterus im Moose gehalten worden (eins der letzten beiden, die ich in dem Jahre besass), nur das erste der beiden zur Gewinnung der Samenflüssigkeiten benutzten Männchen zeigte noch Umarmungslust. — Es handelte sich also um Befruchtung mit Eiern eines lange in der Gefangenschaft gehaltenen Weibchens nach Ablauf der Brunstperiode. Es ist bekannt, dass unter diesen Umständen leicht Unregelmässigkeiten in der Furchung auftreten und ich werde in späteren Arbeiten noch ausführlich zeigen, dass dieselben vielfach auf Polyspermie beruhen. Dies Ei war also ein pathologisch verändertes, es hätte sich aus demselben auch keinesfalls ein Embryo entwickelt, ja es ist mir nach meinen Erfahrungen bei bastardirten Eiern überhaupt zweifelhaft, ob sich dasselbe gefurcht haben würde. Diese Ausnahme bestätigt also in der That nur die Regel. Das andere Ei, in das 2 Spermatozoen eingedrungen waren, stellt einen geringen Grad derselben Veränderung dar.

Bastardirung R. f. ♂ R. a. ♀.

Darstellung der Versuche.

Wie ich schon in der vorläufigen Mittheilung[1]) gesagt, handelte es sich mir zunächst darum, die in meiner ersten Arbeit beschriebene Verschiedenheit der Wirkung des Samens von R. f.

1) Seite 2 Zeile 12 der vorl. Mitth. muss es statt „Hodensaftes" — „Samenblaseninhaltes" heissen.

Digitized by Google

auf Eier von R. a. je nach seiner Concentration genauer zu erforschen. Es hat sich dabei, wie ich ebenfalls schon im Wesentlichen mitgetheilt habe, Folgendes herausgestellt; ich wiederhole hier im Ganzen das dort Gesagte mit einigen Zusätzen. — Die Samenblasen der Männchen von R. f. zeigen, auch wenn dieselben strotzend gefüllt sind, nicht immer denselben Inhalt. Nur zur Zeit der Höhe der Brunst frisch eingefangene Exemplare, die bis zur Benutzung möglichst ungestört ihr Weibchen (oder auch einen anderen Frosch, siehe oben) umarmt hielten, haben einen scharf weissen Samenblaseninhalt. Diese auf's Aeusserste concentrirte, milchweisse Flüssigkeit bringt, direkt über einen nicht zu grossen Haufen der Eier von R. a. entleert, bei rasch folgendem Wasserzusatz, mit Sicherheit die Erscheinung der „Barockfurchung" [1]) hervor.

Ist die Samenflüssigkeit reichlich und recht scharf milchweiss und der Eihaufen nicht zu gross, so kommt es in den meisten Fällen, wie ich hier noch ausdrücklicher, als in der vorläufigen Mittheilung, hervorheben will, zu gar keiner ausgeprägten Furchenbildung, sondern schon nach $1^3/_4$ Stunden konnte ich beobachten, dass die so behandelten Eier sich in der Mehrzahl unter unregelmässiger Mischung der weissen und pigmentirten Substanzen zu zersetzen begannen. Zu der Zeit, wo unter normalen Verhältnissen die erste Furche anfängt — $2^3/_4$—3 Stunden nach der Befruchtung — erscheinen diese Eier dann total zersetzt, sie sehen an der Oberfläche fleckig, missfarbig und uneben aus; das Genauere darüber später. An denselben ist zu dieser Zeit und später keine Spur von Furchenbildung zu bemerken. Wie die Schnittuntersuchung zeigt, ist die Erscheinung sogar schon früher vorhanden, als ich sie den Versuchsumständen gemäss beobachten konnte.

In anderen Fällen, namentlich wenn der Samenblaseninhalt

1) Ich benutze hier wieder diesen, wie ich gern zugebe, nicht sehr schönen Verlegenheitsausdruck: wollte man die Erscheinung vollkommen im Namen charakterisiren, so müsste man sie ungefähr als simultane, multiple, ungleiche Fragmentirung des Eies mit Zersetzung bezeichnen; — einfach „unregelmässige Furchung" würde das Eigenthümliche des Processes nicht hervorheben; wenn die erste Furche excentrisch, gebogen und nicht vollständig auftritt, so ist dies eben auch unregelmässige Furchung, erscheint aber doch sehr verschieden von dem, was ich als Barockfurchung bezeichnet und beschrieben habe.

Digitized by Google

mehr grauweiss und im Verhältniss zu der Grösse des Eierhaufens nicht so reichlich ist, überwiegen die ungleich und multipel fragmentirten Eier, ohne dass bei diesen Zersetzungserscheinungen ganz fehlen; bei vielen treten verschieden gestaltete helle Flecken im dunklen Felde auf, die Grenze zwischen heller und dunkler Substanz wird unregelmässig u. s. f., wie ich dies nach den in Spiritus conservirten Eiern noch eingehender beschreiben werde. Ich habe jetzt nicht nur das simultane Auftreten der verschiedensten unregelmässigen Furchen vielfach direkt gesehen, sondern die ganze eigenthümliche Erscheinung mehrere Male an einer Anzahl Eier unter der Lupe continuirlich beobachtet und protokollirt. Da aber die in Spiritus conservirten, ihrer Hüllen beraubten Eier derselben Versuche (zersetzte=ungefurchte, sowie gefurchte) viel genauer beobachtet werden können und von mir noch ausführlich beschrieben werden, will ich hier auf eine Wiedergabe der Einzelheiten nach den Protokollen verzichten.

Haben die Männchen von R. f., ehe sie zur Bastardirung mit R. a. benützt werden, schon etwas gelitten, ist die Hochbrunst vorüber, sind sie schon längere Zeit in Gefangenschaft, oder sind dieselben schon mehrere Male vom Weibchen getrennt worden und dergl., so findet man die Samenblasen meist nur mit einer grauen, trüben, oder gar mit einer beinahe wasserklaren Flüssigkeit angefüllt. So beschaffener Samenblaseninhalt ruft, auf Eier von R. a. entleert, viel seltener die Erscheinung der Barockfurchung hervor; meistens bleiben dabei sehr viele Eier ganz unverändert, eine grössere und kleinere Zahl furcht sich ganz schwach unregelmässig oder ganz regelmässig.

Die barock gefurchten Eier verderben, wie ich schon mehrfach hervorgehoben habe, sehr rasch. Aber auch die anfangs nur wenig unregelmässigen Eier gehen im Verlaufe der weiteren Furchung noch zu Grunde und zersetzen sich; man muss diese sekundäre Zersetzung und die primäre, die bei den mit concentrirtem Samen bastardirten Eiern innerhalb 2—4 Stunden nach der Befruchtung erfolgt, auseinander halten, obgleich selbstverständlich alle möglichen Uebergänge zwischen beiden Erscheinungen gefunden werden.

Der Verdünnungsgrad, bei dem der Samen unwirksam wird, richtet sich natürlich auch nach der Concentration des Samenblaseninhalts. Der milchweisse Inhalt der einen Samenblase eines

Digitized by Google

Männchens von R. f. veranlasste mit 5 ccm Wasser verdünnt an den damit benetzten Eiern noch genau dieselbe Barockfurchung, wie sie der unverdünnte Inhalt der anderen Samenblase desselben Männchens an einem anderen Eihaufen desselben Weibchens von R. a. hervorrief, dagegen furchten sich die mit dem durch 20 ccm Wasser verdünnten, milchweissen Inhalt der einen Samenblase eines Männchens in einem anderen Versuch benetzten Eier zum grössten Theile gar nicht, zum kleineren regelmässig oder schwach unregelmässig, während der unverdünnte Inhalt der anderen Samenblase desselben Thieres die Barockfurchung im höchsten Maasse erzeugte.

Im Jahre 1885 habe ich mit Erfolg versucht, die Verdünnung des Samenblaseninhalts allmählicher abzustufen und dadurch auch einen allmählicheren Uebergang von Eihaufen mit vorwiegender Barockfurchung zu solchen mit fehlender Barockfurchung und häufigerer einfacher und regelmässiger Furchung hervorzubringen. Da zu einem derartigen Versuche der Samenblaseninhalt eines einzelnen Forsches nicht ausreichte, goss ich den Samenblaseninhalt mehrerer hochbrünstiger Männchen zusammen und erreichte damit noch nebenbei den Vortheil, eine mittlere Concentration zu gewinnen, die sich mit der bei anderen Versuchen eher vergleichen liess. Ich habe eine ganze Reihe derartiger Versuche mit ganz übereinstimmendem Resultat angestellt; je rascher die Verdünnung zunahm, um so schärfer waren die Unterschiede, um so rascher versagte aber auch die befruchtende Kraft der Samenflüssigkeit.

Auf folgende Versuchsreihen will ich etwas genauer eingehen. Am 1./4. 85 goss ich den Samenblaseninhalt von 10 Männchen von R. f. zusammen. Derselbe war meist reichlich und ganz milchweiss, nur bei wenigen mehr grau. Nennen wir die mittlere Concentration des Gemisches x, so wurden 7 Eihaufen desselben Weibchens mit Quantitäten, die zwischen 2—5 ccm schwankten, von folgenden Verdünnungen befruchtet:

1) x, 2) $^3/_4$ x, 3) $^3/_5$ x, 4) $^1/_2$ x, 5) $^1/_3$ x, 6) $^1/_4$ x, 7) $^1/_5$ x.

Die Resultate waren folgende. In No. 1—3 erschienen fast alle Eier ohne Furchung hochgradig zersetzt; in No. 4 waren schon mehr barock gefurchte darunter; in No. 5 die meisten Eier mit stärker oder schwächer ausgeprägter Barockfurchung. No. 6 und 7 wurden ausgezählt. In No. 6 erschienen unter 97 Eiern

Digitized by Google

44 % ungefurchte, 32 % einfach und beinahe regelmässig gefurchte und 24 % mehrfach unregelmässig gefurchte. Unter den 51 Eiern von No. 7 betrugen die Prozentzahlen in derselben Reihenfolge 53, 35, 12.

Da der Uebergang von der vorwiegenden Barockfurchung zu der einfacheren zwischen der Verdünnung $^1/_3$ x und $^1/_4$ x lag, suchte ich am folgenden Tage zwischen diese beiden Extreme möglichst viele Verdünnungsstufen einzuschalten. Da die Verdünnung $^1/_3$ x so hergestellt war, dass 1 ccm des concentrirten Samengemisches mit 2 ccm Wasser vermengt war, so verdünnte ich am 2./4. den gesammten meist milchweissen Samenblaseninhalt von 11 R. f. ♂ sogleich mit 25 ccm Wasser, sodass ich als Ausgangspunkt eine Verdünnung erhielt, die etwas stärker war als No. 5 am 11. April. Davon stellte ich noch 11 Verdünnungen her, die ganz allmählich abnahmen, sodass die letzte etwas schwächer war, als No. 6 am 11. April ($^1/_4$: $^{88}/_{375}$). Die Quantitäten schwankten zwischen 3—3$^3/_4$ ccm; damit wurden 12 Eihaufen desselben Weibchens befruchtet. Das Resultat war wieder in den ersten Nummern vorwiegend Barockfurchung, in No. 2 z. B. über 60 %, dann wurde dieselbe seltener und seltener, während die Zahl der einfach und regelmässig gefurchten zugleich aber auch der ungefurchten immer mehr zunahm. In No. 8 dieser Reihe betrug die Prozentzahl der einfach und regelmässig gefurchten 56,7, die der doppelt[1]) gefurchten 16,3, die der mehrfachen und unregelmässigen 7,7, die der ungefurchten 9,3.

1) Doppelt gefurchte nenne ich solche, bei denen anstatt einer sogleich zwei sich kreuzende, regelmässige oder nur schwach unregelmässige Furchen auftreten. Ich habe diese Erscheinung bei den Bastardirungsversuchen sehr häufig beobachtet, namentlich bei Verdünnungen, wie die eben besprochene, die grade so getroffen waren, dass eine grosse Zahl einfach gefurchter Eier und wenige mehrfach gefurchte auftreten. Da mich die Erscheinung lebhaft interessirte, habe ich späterhin eine ganze Anzahl besonderer Versuche eigens zu dem Zwecke angestellt, mehr solche Eier zu gewinnen. Die gefundenen wurden gezeichnet und isolirt und der Versuch gemacht, dieselben unter möglichst günstigen Bedingungen zur weiteren Entwicklung zu bringen. Leider misslang die Aufzucht selbst in den Fällen, wo die Kreuzfurchen ganz regelmässig erschienen. Die Eier furchten sich durch und verdarben dann, ohne es bis zur Anlage des Rusconi'schen Afters zu bringen; ich habe eine Anzahl davon aufgehoben und werde über dieselben vielleicht später noch einmal berichten.


Digitized by Google

Es war mir nicht möglich, alle 12 Eihaufen auszuzählen, doch genügte die vergleichende Durchsicht vollkommen, um das oben angegebene Resultat sicher zu stellen.

Auch mit dem durch Zerschneiden der Hoden gewonnenen Safte habe ich eine Anzahl Controlversuche mit verschiedenen Verdünnungen angestellt. Das Ergebniss war ganz das gleiche wie in meiner ersten Arbeit; bei Zusatz von wenigen ccm Wasser bleibt die überwiegende Majorität der Eier ungefurcht, eine verschieden grosse Minorität der Eier furcht sich regelmässig oder schwach unregelmässig; sowie man mit der Verdünnung des Hodensaftes etwas mehr steigt, versagt derselbe vollkommen. Der zweckmässige Grad der Verdünnung variirt übrigens individuell sehr stark. Es giebt Drüsen, deren Saft selbst mit wenig Wasser gar keine bastardirende Kraft mehr besitzt; dieselben erweisen sich schon bei der Präparation als erschöpft; die Scheere bringt aus denselben keine milchweisse, sondern nur geringe Mengen einer trüben Flüssigkeit hervor. Ich muthmaasse, dass es sich in solchen Fällen um Männchen handelt, die beim Fang oder durch andere Störungen veranlasst, den Samenblaseninhalt schon ein oder mehrere Male entleert und durch den Ersatz des verlorenen Saftes den in den Drüsen enthaltenen Vorrath reifen Samens aufgebraucht haben. Grade solche resultatlose Bastardirungsversuche waren aber geeignet, den Unterschied der Befruchtungsfähigkeit des Samens für die fremde und die eigne Art recht grell zu illustriren, denn ich konnte mit dem von einem Eihaufen von R. a., bei welchem sich die Eier gar nicht furchten, abgegossenen Rest von verdünntem Hodensaft noch grosse Mengen von Eiern von R. f. mit vollem Erfolge befruchten.

Auch einen dem oben beschriebenen analogen Verdünnungsversuch habe ich mit Hodensaft angestellt. Ich zerschnitt 10 Paar Hoden in 10 cm Wasser und stellte damit 10 Verdünnungen her, von denen die letzte $^1/_7$ der Concentration der unverdünnten Samenflüssigkeit besass. In den stärksten Concentrationen überwogen die unregelmässig mehrfach gefurchten, in der schwächeren die einfach regelmässig und die gar nicht gefurchten Eier, wobei aber zu bemerken ist, dass selbst in der stärksten Samenflüssigkeit niemals die rasche Zersetzung der Eier, wie unter der Einwirkung des unvermischten weissen Samenblaseninhaltes, auftrat.

Digitized by Google

Die Bastarde R. f. ♂ R. a. ♀ und ihre Unterschiede von den elterlichen Arten.

Ich habe dieses Jahr eine grössere Zahl selbstgezogener Larven von R. f. und R. a. untersuchen können und gefunden, dass man die Larven beider Arten nach den äusseren Merkmalen doch mit grosser Sicherheit zu unterscheiden vermag. Um die Larven zur Untersuchung zu lähmen, ohne sie zu tödten und ohne ihr Farbenkleid zu verändern, benutzte ich ein Hülfsmittel, das für ähnliche Zwecke in etwas anderer Weise von Lataste angegeben ist. Dieser suchte verschiedene Anurenarten in der für die verschiedenen Formen charakteristischen Umarmung abzutödten, ohne dass Männchen und Weibchen sich losliessen; — nach vielen vergeblichen Versuchen kam er darauf, den gepaarten Thieren (Schnupf-?) Tabak in den Mund zu stopfen; dieselben wurden darauf binnen kurzer Zeit vollständig gelähmt, liessen sich aber ohne sich loszulassen in Spiritus setzen. Ich brachte meine Larven in eine ziemlich concentrirte, filtrirte Abkochung von Cigarren- oder Cigarrettentabak. Innerhalb einiger Minuten sind die Thiere gelähmt und bleiben in reines Wasser übertragen, bis zu einer halben Stunde regungslos; war der Aufenthalt in der Tabakabkochung nicht unnöthig ausgedehnt, so erholen sie sich nach der angegebenen Zeit in reinem Wasser wieder vollständig. Eine Farbenveränderung war an den gelähmten Thieren nicht wahrzunehmen.

Für die Untersuchung der Hornzähnchenreihen wurden die Larven für einige Stunden in 70 % Alkohol eingelegt, auf der dann trübweissen Hautfläche treten die Hornzähnchen viel deutlicher als im frischen Zustande hervor, die dieselben tragenden Hautleisten sind etwas gehärtet, aber immer noch so weich, dass man — was zur genauen Untersuchung durchaus nöthig ist — die Mundtheile mit einer stumpfen Nadel auseinander klappen kann.

In Bezug auf die Färbung hebe ich folgende Unterscheidungsmerkmale zwischen den Larven von R. f. und R. a. als die wesentlichsten hervor, wobei ich ausdrücklich bemerke, dass noch eine ganze Reihe anderer mehr oder minder deutlich hervortreten, die gleich zu nennenden erschienen mir aber als die sichersten und waren am leichtesten wahrzunehmen. Man wähle natürlich zum Vergleich Larven von annähernd derselben Grösse und vermeide

Digitized by Google

zu kleine, bei denen die Hinterextremitäten noch gar nicht wahrnehmbar sind, und solche, die schon in der Umwandlung begriffen sind.

R. f.

Die Rückseite des Körpers schimmert für das blosse Auge beinahe gleichmässig grün-goldig, mitunter ist der Kopf heller; es rührt die grün-goldne Farbe von einem sehr dicht und gleichmässig vertheilten, feinen Goldpigmente her.

Die Unterseite des eigentlichen Bauches ist so dicht mit metallischem Pigment besät, der Grund dabei selbst so dunkel, dass man die Eingeweide (die Leber und den schneckenförmig gewundenen Darm) garnicht oder aber nur in Spuren durchsieht.

An der ganzen unteren Seite des Kopfes ist die metallische Pigmentirung sehr stark, nur ein der Unterlippe zunächst liegender Saum bleibt frei, die schwarze Punktirung ist schwächer.

Die weichen Lippen sind weiss (nur die seitlichen Commissuren sind mitunter schwarz punktirt).

Ueber den Schwanzstamm sowohl wie über den dorsalen und den ventralen Flossensaum sind reichlich Goldpunkte verstreut.

R. a.

Die Rückseite des Körpers (am stärksten am Kopfe) erscheint für das blosse Auge dunkel, beinahe schwarz; ältere Larven sehen häufig fleckig aus; erstere Färbung rührt daher, dass auf sehr dunklem Untergrunde nur zerstreute Goldpunkte stehen.

Die Bauchhaut ist durchsichtig, die Goldflitter stehen so entfernt, dass man die Baucheingeweide vollkommen oder zum grössten Theile durchsehen kann.

Die Goldpunktirung ist an der ganzen unteren Kopfseite sehr schwach, fehlt an dem Mundhöhlenboden (Kehle); Herz- und Kiemengegend sind oft so stark mit schwarzem Pigment bestreut, dass diese Organe nicht durchscheinen.

Dieselben sind stets durch dunkle Punktirung grau.

Die Goldpunktirung findet sich nur in der proximalen Hälfte der dorsalen Schwanzflosse, in den übrigen Theilen finden sich nur selten ganz vereinzelte Goldpunkte.

Digitized by Google

Nach diesen Färbungsunterschieden habe ich eine grosse Zahl Froschlarven, die mir mein Froschfänger aus verschiedenen Tümpeln der hiesigen Umgegend brachte, nach ihrer Zugehörigkeit zu R. f. und R. a. ziemlich rasch sortirt und mich, wie die darauf folgende Untersuchung der Hornzähnchen bewies, nur sehr selten geirrt. Wie sich weiterhin ergeben wird, bieten nämlich die Hornzähnchen absolut sichere, leicht kenntliche Merkmale.

Die Bastardlarven sehen sehr ungleich aus, einige schliessen sich in Bezug auf die Färbungsmerkmale ganz der mütterlichen, andere aber sehr deutlich der väterlichen Form an. Dabei ist es bald dieses bald jenes Merkmal, das denen von R. f. gleichkommt. Vielfach halten dieselben die Mitte zwischen den beiden elterlichen Arten. Die Oberseite des Kopfes ist häufig, wie mitunter bei R. f., ganz hell (grauroth durchscheinend).

Ich hebe nur einzelne der väterlichen Form gleiche Zeichnungen besonders hervor. Die weichen Lippen sind bei der Mehrzahl bis auf die etwas dunklen Commissurstellen weiss; bei einzelnen sind über den ganzen Schwanz reichlich Goldpunkte verstreut u. s. w. Ausserdem zeigten die diesjährigen Bastardlarven fast alle, jedoch in sehr verschiedenem Grade ausgebildet, eine Eigenthümlichkeit, die bei keiner der elterlichen Arten vorkommt. Wie ich dieselbe beobachtete und protokollirte, war sie mir vollkommen neu, erst später bemerkte ich, dass dieselbe schon von Pflüger gesehen und sehr vollständig beschrieben worden ist (II, p. 531). Es läuft nämlich an jedem Flossensaum etwas nach aussen von der Mittelline desselben dem Rande parallel ein unregelmässiger, bald breiter, bald schmaler, häufig unterbrochener Streif von weissem Pigment. Wenn derselbe stark entwickelt und zusammenhängend ist, erkennt man die Entstehung aus aneinandergereihten weissen Flecken noch an der zackigen Aussengrenze desselben; im entgegengesetzten Falle finden sich nur einzelne, durch grosse Zwischenräume getrennte, unregelmässige weisse Flecke; — jedenfalls ist dies ein, wie Pflüger schon mit Recht bemerkt hat, äusserst auffälliges Merkmal.

Ein ganz sicheres Unterscheidungsmerkmal bieten, wie ich jetzt nach weiteren, umfangreichen Untersuchungen an selbstgezogenen Larven sagen kann, die Hornzähnchenreihen. Bei R. f. finden sich ausnahmslos 4 untere Reihen von Hornzähnchen (lingualia) und oben etwa in der Hälfte der Fälle jederseits 3

(6 palatina); in der anderen Hälfte liess sich oben entweder auf einer oder auf beiden Seiten noch eine ganz kurze 4. Reihe, die nur aus wenigen Zähnchen bestand, nachweisen; seltener war die 4. Reihe auf beiden Seiten oben wohl ausgebildet; also bei R. f. immer 4 lingualia, und 6, 7, 8 palatina.

Bei R. a. zählte ich ausnahmslos unten nur 3 lingualia, oben in den meisten Fällen jederseits 2, bei einer Minorität entweder einseitig oder doppelseitig noch eine kurze 3. Reihe; also bei R. a. immer 3 lingualia und 4, 5, 6 palatina. (Bei einer aus dem Freien bezogenen R. a.-Larve fanden sich auf einer Seite 4 p., also im Ganzen 3 l. 7 p.).

Bastardlarven habe ich diesmal 26 genau auf die Hornzähnchen untersucht. Darunter hatten 14 6 palatina und 4 lingualia; je eine hatte 4, 5 und 7 palatina und 4 lingualia; 6 zeigten 6 palatina und 3 lingualia; 2 hatten 4, eine 3 palatina und 3 lingualia. Zwei Drittel der Larven besassen also dieselbe Zahl von ventralen Hornzähnchenreihen, wie constant die väterliche, ein Drittel so viele, wie constant die mütterliche Form. Eine Larve zeigte oben 7 und unten 4, Zahlen, die nur bei der väterlichen Art gefunden werden. Nur 2 hatten die bei der mütterlichen Form gewöhnliche Formel (l. 3, p. 4). Die meisten besassen 6 palatina, was bei R. a. seltener ist. Zwei zeigten ganz ungewöhnliche Combinationen (4 p., 4 l.—3 p., 3 l.). Also auch in Beziehung auf die Zahl der Hornzähnchenreihen eine eigenthümlich wechselnde Mischung väterlicher und mütterlicher Charaktere.

Die hier gegebenen Zahlen weichen von den in meiner ersten Arbeit angeführten in einigen Punkten ab. Die für die Unterscheidung wichtigsten Angaben über die lingualia, auch das wechselnde Verhältniss derselben bei den Bastarden stimmt überein, in den oberen Reihen aber gibt meine erste Arbeit für R. f. 4, 5, 6, für R. a. 2—4 palatina an. Es hängt dies damit zusammen, dass ich damals, zu dieser Untersuchung erst nachträglich veranlasst, nur altes Spiritusmaterial untersuchen konnte; nun bestehen die der Mundöffnung nächsten Reihen, namentlich in den Fällen, wo bei R. f. 7—8, bei R. a. 5—6 palatina gezählt wurden, nur aus wenigen, sehr hinfälligen Zähnchen, die sich bei längerem Verweilen in Spiritus sehr leicht ablösen. Die diesjährigen Untersuchungen sind, wie oben schon hervorgehoben, ausschliesslich an ganz frisch eingelegtem Material angestellt.

Digitized by Google

Die aus den Versuchen der ersten Arbeit stammenden Bastardfröschchen habe ich in einem Drahtzwinger noch den ganzen Sommer 84 hindurch erhalten, sie gediehen gut und wuchsen rasch heran. Ich hatte die Absicht, dieselben womöglich bis zum Eintritt der Geschlechtsreife zu erhalten und verschob daher die genaue Vergleichung mit entsprechend grossen Exemplaren von R. f. und R. a. immer wieder. Im Herbst wurde der Zwinger, wie im ersten Jahre, zur Hälfte mit trocknem Laube gefüllt; leider war das Resultat nach Ablauf des zweiten Winters ein schlechtes; als ich im Frühjahr 85 das Laub ausräumte, waren und blieben sämmtliche Frösche verschwunden; ich kann nur annehmen, dass sie ein starker Frost erreicht und getödtet hat. Da mir die Untersuchung der Bastardlarven sichere und leicht zu constatirende Merkmale erkennen lehrte, habe ich mir mit der Aufzucht der umgewandelten Thiere keine Mühe weiter gegeben.

Untersuchung der conservirten Eier von der Bastardirung R. f. ♂ R. a. ♀.

Vor Ablauf der zur normalen Furchung nöthigen Zeit ($2^3/_4$ bis 3 Stunden) zeigen schon viele der bastardirten Eier äusserlich sichtbare Veränderungen, die im Folgenden nach dem in Spiritus conservirten Materiale genauer beschrieben werden sollen. Dieselben fehlen in den Versuchen, wo die angewandte Befruchtungsflüssigkeit verdünnter Samenblaseninhalt oder mit Wasser gemischter Hodensaft war und sind in anderen Versuchen am stärksten ausgebildet bei den Eiern, die zuoberst im Haufen gelegen zunächst und direkt von dem concentrirten, scharf milchweissen Samenblaseninhalt getroffen wurden. An letzteren Eiern konnte man, wie oben erwähnt, schon im frischen Zustande durch die Gallerthüllen hindurch starke Oberflächenveränderungen wahrnehmen. Zwischen beiden Extremen giebt es alle Uebergänge; auch bei den Eiern eines und desselben Haufens sind, wie schon angedeutet, diese Veränderungen in sehr verschiedenem Grade ausgebildet. Wie oben schon bemerkt, bringen es die Eier, welche frühzeitig hochgradig verändert sind, zu gar keiner Furchung. In den Eihaufen, in denen später die eigentliche Barockfurchung vorwiegt, fehlen die frühen Oberflächenveränderungen zwar nicht, sind aber weniger stark ausgebildet.

Digitized by Google

Ueber den frühsten Termin, an dem äusserlich Veränderungen sichtbar werden, kann ich mich nicht ganz bestimmt aussprechen, weil ich, durch die Ausführung der verschiedenen Abtheilungen der Versuche in Anspruch genommen, nicht im Stande war, Eier vor Ablauf der ersten Stunde nach der Befruchtung einzulegen. Jedenfalls begannen dieselben (bei hoher Zimmertemperatur, bis 24 ° C.) bei einem Versuche schon ungefähr um diese Zeit, und nahmen in den folgenden $1^1/_2$ Stunden rasch und continuirlich an Intensität zu.

In Fällen, wo die Erscheinung besonders hochgradig ist, bemerkt man sowohl Relief-, als auch Farbenveränderungen. Beide beziehen sich namentlich auf das dunkle Feld der Eioberfläche, obgleich, wie unten noch besonders zu erwähnen, Farbenveränderungen mitunter auch im hellen Felde gefunden werden. Die Reliefveränderung besteht im Folgenden. (Vergl. dazu Fig. 1 und 2.) Ganze Abschnitte des dunklen Feldes erscheinen unter der Lupe nicht mehr, wie beim normalen Ei, glatt und spiegelnd, sondern rauh und uneben, mit kleinen Vertiefungen und Erhöhungen bedeckt. Man sieht dies am deutlichsten, wenn man das betreffende Ei mit einem siebartig durchbohrten, flachen Löffelchen heraushebt und den Spiritus soweit durch Wegsaugen mit Fliesspapier und durch Verdunsten entfernt, dass die Eioberfläche trocken erscheint. (In diesem Zustande wurden Fig. 1—4 während des Zeichnens gehalten, vergl. Figurenerklärung.)

Bald ist nur eine kleinere oder grössere Stelle des dunklen Feldes rauh und uneben, bald sind es mehrere, ebenso wechselt Ausdehnung, Umriss und Intensität der Veränderung. Nicht selten hebt sich der rauhe Bezirk durch eine scharf gezeichnete, furchenartige Grenzlinie von dem glatten Theile des Eies ab (vergl. Fig. 1), sodass er mitunter beinahe warzenartig heraustritt. An manchen Stellen sind die Grübchen- und Einstich-ähnlichen Vertiefungen besonders tief und zerrissen, es sind das die Stellen, welche ich früher als kraterähnlich bezeichnet habe. Es giebt Eier, bei denen fast die ganze dunkle Eioberfläche in verschiedenem Grade rauh und uneben erscheint. Die rauhen Stellen selbst und ihre Umgebung sind zugleich der Sitz mannichfacher Farbenveränderungen. Ueber die Rauhigkeiten selbst und die nächste Nachbarschaft findet sich oft eine dünne Lage einer grauen Substanz, wie ein Schleier, gebreitet. In ihrer Nähe ist mitunter in breiter Zone weisse Dottersubstanz zu Tage

Digitized by Google

getreten; oder (häufiger) es finden sich ganz unregelmässig gestaltete, mehr oder minder aufgehellte Stellen, die wieder von tiefschwarzen Punkten und Strichen begrenzt und durchbrochen sind. Letztere Farbenveränderungen finden sich häufig auch an Eiern, die wenige oder keine Reliefveränderungen zeigen. Die sonst regelmässig kreisförmige Grenze des hellen und des dunklen Feldes ist ganz unregelmässig geworden, breitere oder schmälere helle Züge steigen mehr oder weniger weit gegen den dunklen Pol auf, aber auch isolirt im dunklen Felde erblickt man allerlei im verschiedensten Grade bis zum Grauweiss aufgehellte Stellen, häufig, wie schon bemerkt, hier und da begrenzt von besonders tiefschwarzen Strichen und Punkten u. dergl. mehr; so können ansehnliche Abschnitte des dunklen Feldes grauweiss verfärbt erscheinen. Man findet alle Uebergänge von Eiern, die nur ein oder ein Paar ganz unbedeutend hellere, kleine Fleckchen zeigen, bis zu solchen, deren gesammtes dunkles Feld ein höchst scheckiges und unruhiges Aussehen darbietet; erstere wiegen, um es nochmals hervorzuheben, neben ganz unveränderten Eiern in Versuchen mit verdünnter Samenflüssigkeit, letztere in solchen mit concentrirtem, milchweissen Samen vor.

Bei einzelnen Eiern zeigt sich auch das helle Feld, abgesehen von seiner ganz unregelmässigen Begrenzung, dadurch verändert, dass in demselben allerlei einzelne oder zu Flecken vereinigte hellbraune Striche und Punkte auftauchen; mitunter tritt auch in demselben ganz scharf weisse Dottersubstanz zu Tage.

Die inneren Veränderungen der mit concentrirtem Samen von R. f. bastardirten Eier von R. a. habe ich in den wichtigsten Punkten in meiner vorläufigen Mittheilung schon ausführlich beschrieben, gewisser Erscheinungen ist dort nicht gedacht, weil ich damals Eier, die schon äusserlich sehr rauh, uneben und missfarbig erschienen, noch nicht untersucht hatte. — An Eiern, die mit verdünntem Samen befruchtet waren, bemerkte man analoge, nur viel geringgradigere Erscheinungen, die, wie an einzelnen Beispielen unten noch des Näheren zu erläutern ist, endlich zu Formen führen, die sich nur noch ganz unbedeutend von der Norm entfernen. Es erklärt sich dies dadurch, dass selbst die hochgradigsten Veränderungen nur auf einer Vervielfältigung und Steigerung von Prozessen beruhen, die auch bei der normalen Be-

Digitized by Google

fruchtung vor sich gehen. Ganz den regulär befruchteten gleiche Eier habe ich unter denen, die ich geschnitten habe, nicht gefunden; — es kommt dies daher, dass ich fast nur Eier konservirt und geschnitten habe, von denen ich nach den Versuchsbedingungen (concentrirter Samen) stärkere Veränderungen erwarten durfte. — Auch ein äusserlich vollkommen normales Aussehen verbürgt, wie schon angedeutet, nicht, dass sich abnorme Erscheinungen im Innern finden, wenn dieselben dann auch einen gewissen Grad nicht überschreiten.

Die auffälligste, an den mikroskopischen Schnitten sichtbare Erscheinung ist das Auftreten von bei einigermaassen concentrirtem Samen sehr zahlreichen Strängen dunklen Pigments, die je nach der Zeit, die nach der Befruchtung verflossen ist, sehr verschieden tief von der Pigmentrinde des dunklen Feldes aus in's Innere eindringen. (Vergl. Fig. 13, 14, 16—24.) $1^1/_4$ Stunde nach der Befruchtung sind dieselben noch sehr kurz (vergl. Fig. 13), in der folgenden Zeit nimmt wenigstens ein Theil von ihnen an Länge erheblich zu. Bei der Beschreibung derselben kann ich mit wenigen Abänderungen der in meiner vorläufigen Mittheilung gegebenen Schilderung folgen. Die Eintrittsstellen der Pigmentstrassen sind über die ganze pigmentirte Oberfläche des Eies verstreut, mitunter finden sie sich nahe am hellen Felde oder sogar an der Grenze zwischen hell und dunkel, das eigentliche helle Feld selbst aber bleibt, so viel ich sehen kann, auch hier frei. Die einzelnen Pigmentstrassen selbst haben die variabelste Richtung, Form und Ausdehnung. Bald streben dieselben mehr gegen den Mittelpunkt der Eikugel zu und dann handelt es sich meist um deutlich isolirte, allmählich zugespitzte und um gleichmässig geschwungen verlaufende Fäden (z. B. der in der Mitte von Fig. 21); bald kriechen dieselben dicht an der Oberfläche hin und endigen als ganz kurze, kaum von der Pigmentrinde abgehobene Fortsätze, die letzteren sind meist stärkere, unregelmässig geknickte Stränge von sehr wechselnder Breite und Richtung. Häufig beginnt an der Peripherie ein dicker, unregelmässig begrenzter schwarzer Klumpen, der sich dann mehrfach theilt oder gar in eine Art grobes Netzwerk auflöst (siehe Fig. 17 und 19). Die einzelnen Aeste sind bald gestreckt, bald zickzackförmig hin und her gebogen, an manchen Stellen erscheinen dieselben verdickt, an anderen in kaum merkliche dünne Fäden ausgezogen (siehe Figur 14 und 16).

Digitized by Google

Die Zahl der Pigmentstränge wechselt sehr; es giebt Eier, bei denen fast in jedem Schnitt mehrere auf einmal sichtbar sind, andere, in denen nur wenige gefunden werden; ich habe, wie unten noch zu besprechen, auch Eier geschnitten, an denen sich, wie im normalen Fall, nur eine Pigmentstrasse fand, sich aber doch andere Abweichungen konstatiren liessen. — Ueber die Veränderungen, die die Pigmentrinde bei Ausbildung zahlreicher und dicker Stränge erleidet, spreche ich sogleich ausführlicher.

Unter der dünnen Pigmentrinde findet sich in normal befruchteten Eiern (vergl. Fig. 1 in meiner Arbeit III) in dem oberen Theile des Eies eine schalenförmige Ansammlung bräunlicher, feinkörniger Dottersubstanz, aus deren Mitte ein knopfförmiger Fortsatz in den weissen, grobkörnigen Dotter vorspringt, der die unteren zwei Drittel des Eies anfüllt. An den Seiten des Eies schiebt sich dieser weisse, grobkörnige Dotter dicht unter der schwarzen Pigmentrinde über den Aequator hinaus zugeschärft gegen den oberen Pol hin, ohne denselben aber zu erreichen. Es kommt daher auf Schnitten, die durch beide Pole gehen, für den weissen Dotter ein ungefähr halbmondförmiger Umriss heraus. Unter dem oberen Pol selbst liegt noch ein hellerer Fleck zwischen der Pigmentrinde und der bräunlichen, feinkörnigen Dottersubstanz.

An den bastardirten Eiern mit vielen Pigmentsträngen habe ich letzteren nicht mehr wahrnehmen können. Es hängt dies damit zusammen, dass durch die Pigmentstränge selbst die Dottersubstanzen mannichfache Verschiebungen und Veränderungen erleiden. Die Pigmentstränge, die dicht oberhalb und unterhalb des Aequators in das Ei eindringen, stülpen die weisse, grobkörnige Dottersubstanz häufig in die bräunliche, feinkörnige vor sich her ein, sodass die Grenzen dieser Substanzen nicht mehr gleichmässig erscheinen, vielmehr beide Dotterarten in sehr bunter Weise ineinander greifen. Man sieht diese Veränderungen am besten an ungefärbten Schnitten. An einzelnen Eiern bemerkte ich eine andere hierher gehörige Erscheinung, die ich mir freilich nicht näher erklären kann; der weisse Dotter lag central und war von allen Seiten, auch in der Gegend des hellen Feldes, von einem Ringe bräunlichen, feinkörnigen Dotters umgeben.

Ueberall an und in diesen Pigmentstrassen, an den Enden sowohl, wie an ihren Grenzflächen angeheftet, häufig aber auch in ihrem Inneren, findet man grössere und kleinere, meist von strahlig

Digitized by Google

angeordneten Pigmentkörnchen umgebene helle Flecken (vergl. Fig. 13, 14, 16—24). In diesen Flecken aber sieht man stark lichtbrechende, kernähnliche Gebilde, bald 1, bald 2—4, in den grösseren Räumen sogar viele Dutzende dicht aneinander gedrängt. Dieselben färben sich (bei Tinktion nach der oben angegebenen Methode) mit Carmin stark, während um dieselben ein blass gefärbter, heller Hof bleibt. Ueber Form und Anordnung dieser Kerne und kernähnlichen Gebilde kann ich hier genauer berichten, als die vorstehenden Angaben, die meiner vorläufigen Mittheilung entnommen sind. Die isolirt verlaufenden, gleichmässig dünnen Pigmentfäden tragen an ihren Enden gewöhnlich nur einen Kern oder eine aus wenigen Kernen bestehende Gruppe, umgeben von einem oder zwei hellen Höfen (z. B. in Fig. 21 rechte Seite); dieselben sehen dann der Pigmentstrasse des regulär befruchteten Eies vollkommen ähnlich. Grössere Anhäufungen von Kernen sitzen an und in den dicken, ungleichmässigen, vielfach verzweigten Pigmentsträngen, die sich auch in den späteren Zeiten nur wenig von der Peripherie abheben. Die massigsten Ansammlungen endlich stecken in Pigmentklumpen, die der Rinde mit ganz breiter Basis ansitzen (siehe Fig. 17, 24 und andere).

Selbstverständlich finden sich zwischen diesen Formen alle möglichen Uebergänge, an verschiedenen Stellen eines Eies können alle möglichen Formen gefunden werden. Die Grösse des die Kerne umgebenden hellen Hofes wächst mit der Zeit, die seit der Befruchtung verflossen ist. Wo die Kerne mehr einzeln oder in kleinen Gruppen stehen, haben sie dieselbe Form, Grösse und Tinktionsfähigkeit wie der männliche Vorkern des normal befruchteten Eies. Wo sie dagegen in ganzen Schwärmen zusammensitzen, also nach dem eben Gesagten vorzüglich in der Nähe der Peripherie (Sk^2 Fig. 17 u. 24), findet man namentlich im Centrum des Schwarmes häufig anstatt der gewöhnlichen runden oder ovalen Form eckigere Körner oder Stäbchen, die sich noch stärker tingirt haben, als die ovalen und runden Kerne, zu denen übrigens alle möglichen vermittelnden Formen überführen. In den an der Peripherie sitzenden ausgetretenen Dottermassen endlich trifft man, unter gleich näher zu präcisirenden Bedingungen, ohne umgebenden hellen Hof ganze Bündel stark gefärbter langer Fäden (Fig. 17 S.), die einerseits durch Uebergangsformen mit den tiefer liegenden Stäbchen verbunden sind, andererseits sich noch deut-

Digitized by Google

ich als die charakteristischen Spermatozoenköpfe von R. f. erkennen lassen.

Wurden Eier geschnitten, die sich schon bei äusserer Betrachtung als rauh und uneben, oder wenigstens stärker gefleckt erwiesen, so traten noch eine Reihe von Erscheinungen auf, die den übrigen zwar nicht fehlen, aber doch bei ihnen, entsprechend den schwächeren äusseren Veränderungen, geringer ausgebildet sind. Man bemerkt leicht, dass es die Stellen der Eioberfläche, von denen dicke, kurze Pigmentstränge mit massenhaften Spermakernen ausgehen, sowie denselben benachbarte sind, welche für die äussere Betrachtung fleckig und rauh erscheinen. In der Umgebung des Ansatzes der Pigmentstränge ist die Pigmentrinde in grösserer oder geringerer Ausdehnung auf ein Minimum verdünnt oder ganz geschwunden (aP u. P[1] in Fig. 19 u. 20), ohne dass dabei die Oberfläche verletzt erschiene. Die Basis der dicksten Pigmentklumpen selbst, die die zahlreichsten Spermakerne führen, findet man durch zahlreiche Grübchen und Risse vielfach zerklüftet. Dadurch ist aber offenbar der Zusammenhalt der festen Dotterrinde zerstört, denn an vielen solcher Stellen ist eine helle, mit sehr feinen Körnchen durchsetzte Dottersubstanz zwischen und über die zerklüfteten Pigmentstränge bis zu der Eioberfläche vorgedrungen (E Fig. 17, 18, 19) und hat sich öfters sogar über den Bereich der Basis des Pigmentklumpens hinaus über die glatte Oberfläche der Nachbarschaft weg in Linsenform ausgebreitet. Diese Linsenform verdankt dieses natürliche „Extraovat“, wie ich es nach College Roux nennen möchte, offenbar dem Druck der ringsum gespannten Eihüllen. Das Aussehen des durchgetretenen Dotters ist verschieden, bald ist derselbe beinahe klar (E Fig. 18), bald ist er mehr körnig, gar nicht selten sind demselben grosse Massen von Pigmenttheilchen beigemengt (z. B. Fig. 17). In diesen zerklüfteten Stellen finden sich die oben erwähnten Bündel von noch erkennbaren Spermatozoenköpfen.

Selbst in solchen Versuchen, bei denen die meisten Eier sich äusserlich und innerlich sehr hochgradig verändert zeigen, laufen immer einzelne mit unter, die äusserlich gar keine, innerlich aber nur sehr geringfügige Abweichungen von der Norm aufweisen. So habe ich ein Ei aus einem solchen Versuch geschnitten, dessen Oberfläche 2 Stunden nach der Befruchtung vollkommen unverändert erschien; auf den Schnitten fand sich nur eine einzige

Digitized by Google

Pigmentstrasse, die an ihrem Ende in einem hellen Hof 2 gegen einander abgeplattete Kerne — vielleicht männlichen und weiblichen Vorkern in Conjugation? — enthielt, in der Mitte ihres Verlaufes fand sich aber noch ein zweites Kernchen. Aehnliche Exemplare fanden sich noch oft vor.

Dass die zahlreichen bei Einwirkung concentrirten Samens von R. f. auftretenden Kerne in der That dieselbe Bedeutung haben, wie der männliche Vorkern bei der regulären Befruchtung, darüber kann wohl kein Zweifel sein. Die zahlreichen Kerne bei den bastardirten Eiern treten bei Zusatz von befruchtungsfähigem Samen, und zwar nach Ablauf der ersten Stunde, unter ganz denselben Erscheinungen auf und zeigen, wenn sie voll ausgebildet sind, dieselbe Beschaffenheit und Tinktionsfähigkeit, wie der normale Pronucleus masculinus; sind aber andrerseits durch alle möglichen Uebergänge mit noch wohl charakterisirten Spermatozoen, die in den ausgetretenen Dottermassen stecken, verbunden. Sie rücken wie der Spermakern allmählich von der pigmentirten Oberfläche aus in die Tiefe, sie ziehen dabei Stränge dunklen Pigmentes von der Rinde aus hinter sich her und liegen in einem mit heller Substanz gefüllten und oft von strahligen Pigmentkörnern umgebenen Hofe u. s. f. Wenn ihrer nur wenige vorhanden sind, so dass in einem Schnitt nur einer enthalten ist, so ist für diesen Schnitt das Bild mit dem der normalen Befruchtung vollkommen identisch, diese wenig veränderten Eier sind aber durch alle möglichen Uebergangsstufen mit den am stärksten von der Norm abweichenden Eiern verbunden und die Bedingung, unter der letztere vorwiegend auftreten, ist eine ganz bestimmte, nur quantitativ von derjenigen, welche die wenig abnormen Formen hervorbringt, verschiedene, nämlich die Bastardirung mit concentrirtem Samenblaseninhalt.

Die Besonderheiten dieser stark abnormen Eier, die sich schon vor Eintritt der Furchung äusserlich und innerlich erkennen lassen, bedürfen aber noch einer genaueren Besprechung. Es stellt sich nach der gegebenen Schilderung heraus, dass die zahlreichen in das Ei eindringenden Spermatozoen meist in ganzen Schwärmen auf einmal an einigen Stellen in das Ei einbrechen. Ist die Zahl der Eindringlinge nicht zu gross, so entstehen die oben geschilderten, mannichfaltig verzweigten Pigmentstränge, die von den divergirenden Spermakernen, welche aus den Sperma-

Digitized by Google

tozoen hervorgehen, ausgezogen werden; es können dabei kleinere Gruppen solcher Kerne auf Strecken oder ganz zusammenbleiben und daraus resultirt dann die wechselnde Besetzung der verzweigten und verflochtenen Pigmentstränge mit Kernen im Verlaufe und am Ende der einzelnen Zweige (vergl. Fig. 14, 16 und 18). Bei alledem braucht die Struktur des Eies wenigstens für die äussere Besichtigung nicht weiter zu leiden und fast alle diese Kernchen zeigen die gewöhnliche Form, Grösse und Tinktionsfähigkeit. Wird aber an einer Einbruchsstelle die Zahl der eintretenden Spermatozoen eine allzugrosse, so ändert sich das Bild erheblich; — es geschieht dies namentlich an Eiern, die direkt von scharf milchweissem Samenblaseninhalt getroffen wurden. — Ich habe schon früher darauf hingewiesen, dass man zu der Annahme gezwungen ist, es üben die eindringenden Spermatozoen resp. die aus denselben gebildeten Spermakerne eine besondere Attraktion auf die Pigmentkörner der Dotterrinde aus. Diese Attraktionskraft bethätigt sich hier in grossartigem Maassstabe, für die zahllosen an einer Stelle eindringenden Spermatozoen genügt das an der Einbruchsstelle selbst liegende Pigment nicht, sie ziehen dasselbe von der ganzen Nachbarschaft her an sich, so dass weite Strecken des dunklen Feldes an Pigment verarmen oder desselben gänzlich verlustig gehen; daraus folgt dann das Auftreten aufgehellter Flecken auf der Eioberfläche, welche von ganz besonders tief schwarz gefärbten Stellen — den Einbruchsstellen der Spermatozoen selbst mit den Pigmentsträngen — umgeben werden. Sind die einbrechenden Spermatozoenschwärme besonders dicht, so kommt es zu einer eigenthümlichen Erscheinung: die Continuität der festen Pigmentrinde wird durchbrochen, die angesammelten Pigmentmassen werden von den vorwärts strebenden Spermakernen zerklüftet, die Oberfläche des Eies erscheint dann an den betreffenden Stellen rauh und uneben. Durch die Spalten, welche die Continuität der festen Pigmentrinde unterbrechen, dringt dann, wie aus jeder künstlich gesetzten Oeffnung, das halbflüssige Innere hervor und breitet sich unter dem Druck der gespannten Hüllen flach über und rings um die Durchtrittsstellen aus. Diese flache Lage ausgetretenen Dotters erscheint bei der Oberflächenbetrachtung wie ein leichter, grauer Schleier, der über der schwarzen Rinde ausgebreitet ist. Wahrscheinlich je nach der Feinheit der Spalten enthält dieses „Extravat" mehr oder weniger Körnchen und Pigmenttheilchen. So er-

Digitized by Google

klären sich, wie man sieht, die Oberflächenveränderungen der bastardirten Eier sehr leicht und zwanglos aus den im Innern aufgedeckten eigenthümlichen Verhältnissen. Welche Kräfte im Speciellen die Continuitätstrennungen der Dotterrinde hervorbringen, ob der Eintritt der so zahlreichen Spermatozoen selbst, oder die Umwandlung in Spermakerne, die wenigstens ein Theil derselben erfährt, die übrigen aber, wie es scheint, wenigstens anstreben, oder ob wirklich erst durch das Vorwärtsdringen der zahlreichen Spermakerne nach verschiedenen Richtungen die Rinde gewissermaassen auseinandergerissen wird, darüber vermag ich mich nicht ganz sicher auszusprechen. Für die letzte Eventualität spricht der Umstand, dass die äusseren Veränderungen meist erst gegen das Ende der zweiten Stunde nach der Befruchtung hochgradig werden. Jedenfalls hat die grössere Dichtigkeit der eindringenden Spermatozoenmassen auf deren weitere Schicksale bestimmte Folgen. Dieselben vermögen nämlich, wenn sie in ganzen Schwärmen zusammen stecken, vielfach die Umwandlung in Spermakerne nicht oder nicht vollständig durchzuführen; — sie bleiben auf Zwischenstufen stehen, die mit den wohlausgebildeten Kernen durch alle möglichen Uebergänge verbunden sind und erscheinen dann als stark gefärbte Stäbchen und Körnchen, oder sie behalten, wenn sie in ganzen Bündeln zusammenliegen, die wohl charakterisirte, fadenförmige Gestalt der Spermatozoenköpfe von R. f. Nur wohlausgebildete Spermakerne sind im Stande, tiefer in den Dotter einzudringen und längere Pigmentstränge hinter sich her zu ziehen; die dichten Schaaren unvollkommen umgebildeter Spermatozoen sammeln zwar an der Einbruchsstelle dicke Pigmentklumpen um sich, bleiben aber in denselben oder an kurzen Fortsätzen derselben stecken. — Für die meisten Fälle beschreiben die Beobachter in Uebereinstimmung, dass bei der regulären Befruchtung die Umbildung des eingedrungenen Spermatozoenkopfes in einen Spermakern in der Peripherie des Eidotters erfolgt und zwar unter lebhafter Beeinflussung und Betheiligung des denselben umgebenden Dotters: Bildung eines hellen Hofes um den Spermakern, strahlige Anordnung der Dotterkörner um denselben. Die von mir beobachteten Thatsachen weisen ebenfalls darauf hin, dass die Umwandlung der Spermatozoen in Spermakerne unter bestimmten Processen im Dotter stattfindet, die diesen letzteren in einer gewissen Breite um den Spermakern in Anspruch nehmen; denn stehen die eingedrungenen

Digitized by Google

Spermatozoen zu dicht, so erfolgt zwar eine gewisse Beeinflussung des Dotters, das Pigment sammelt sich an diesen Stellen u. s. f., aber die Umwandlung in Spermakerne erfolgt nur unvollkommen oder gar nicht; man erhält den Eindruck, als ob der die dichtgedrängten Spermatozoen umgebende Dotter für die Umwandlung nicht ausreiche.

Ich halte es nicht für zweckmässig, die Interpretation der Thatsachen weiter zu führen, als dies im Vorgehenden versucht ist, nicht weiter als bis zu dem Punkte, zu dem die Gesammtheit der Erscheinungen gewissermaassen von selbst führt.

Unter welchen Bedingungen die Furchung bei der Bastardirung von R. f. ♂ und R. a. ♀ ausbleibt, vorwiegend regelmässig, oder vorwiegend unregelmässig (barock) erscheint, habe ich, ebenso wie im Allgemeinen die besonderen Formen der unregelmässigen Furchung oben erörtert, im Folgenden will ich die uns namentlich interessirenden Formen nach in Spiritus conservirten Exemplaren erst äusserlich, dann nach ihrer inneren Zusammensetzung, wie sie die Schnittserien lehren, genauer schildern, ohne dieselben nach den einzelnen Versuchen zu gruppiren.

An denjenigen Eiern, welche, direkt von milchweissem concentrirten Samenblaseninhalt getroffen, schon vor Ablauf von drei Stunden an der Oberfläche stark fleckig, rauh und uneben erscheinen, tritt allermeist gar keine Furchung auf, sondern dieselben werden immer missfarbiger und scheckiger und bei vielen ist kein Zweifel, dass sie schon ehe die normal befruchteten Eier nur in die erste Furchung eintreten, als abgestorben betrachtet werden müssen. Einige leben, wie die mikroskopische Untersuchung wahrscheinlich macht, etwas länger, doch gehen alle kurze Zeit, nachdem sich die übrigen Eier zu furchen begonnen haben, zu Grunde. Die meisten der mit concentrirtem Samen bastardirten Eier, die vor Ablauf der Furchungszeit — um diesen Ausdruck hier einzuführen — weniger stark verändert, weniger fleckig u. s. f., oder auch gar nicht verändert erscheinen, unterliegen der Barockfurchung oder der ungleichen, unregelmässigen, multiplen, simultanen Fragmentirung, die ich oben schon im Allgemeinen charakterisirt habe, sodass ich hier nur eine etwas speciellere Beschreibung nach den ihrer Hüllen beraubten und in Spiritus conservirten Eiern zu geben habe. Die Eier waren $2\,^3/_4$—$3\,^1/_2$ Stunden nach

Digitized by Google

der Befruchtung in Wasser von 90° C. rasch abgetödtet. Die Oberfläche des dunklen Feldes solcher Eier zeigt sich von einer grossen Anzahl unregelmässiger Furchen zertheilt, die meist schon polygonale Furchungsfelder der verschiedensten Grösse einschliessen. Häufig unterscheidet man eine oder mehrere Hauptfurchen, die sich durch grössere Tiefe und längeren gradlinigen Verlauf auszeichnen, und eine Anzahl von diesen sich abzweigender oder auch selbstständig an anderen Stellen des Eies auftretender Nebenfurchen (vergl. Fig. 3 u. 4). Die Hauptfurchen haben bald mehr meridionale, bald mehr äquatoriale Richtung. Wo stärkere Nebenäste von der Hauptfurche in senkrechter oder schiefer Richtung abgehen, erscheint sie häufig gebrochen. Die Nebenfurchen schliessen ganze Gruppen von polygonalen Furchungsfeldern der verschiedensten Grösse ein. Ebenso oft fehlt es aber an einem deutlichen Unterschied zwischen Haupt- und Nebenfurchen und das Furchungsnetz ist ein ganz wirres (vergl. Fig. 5). Die Tiefe der Furchen ist äusserst verschieden, sehr oft finden sich in einer und derselben Furche Unterbrechungen, seichte Stellen wechseln mit tieferen u. s. f. Mitunter ist die Anordnung der Furchen eine strahlige, die von einem Punkte ausstrahlenden Furchungslinien sind dann nur durch unvollständige oder vollständige Querlinien verbunden, sodass um einen Punkt herum gruppirte Complexe unvollkommen begrenzter Polygone entstehen.

In und an den tieferen Furchen sitzen häufig ganz kleine, warzenartig abgeschnürte Theilstücke. Nicht selten sind einzelne Theilstücke unter das Niveau der Umgebung eingesunken (vergl. Fig. 5). Während nach der normalen Befruchtung die erste Furche rasch auf das helle Feld übergreift, geschieht dies hier, je zahlreicher Furchen von verschiedener Richtung zugleich auftreten, um so später, in vielen Fällen aber schneiden dann 3—4 und mehr Furchen gleichzeitig in dasselbe ein.

Seltener ist die ganze Oberfläche des Eies gleichmässig von Furchen bedeckt, häufiger bleiben ganze Abschnitte des dunklen Feldes zuerst von Furchen frei, mitunter ist dies die Hälfte der Eioberfläche und mehr. Meist ist dieser Theil aber nicht ganz glatt, sondern es finden sich an demselben hier und da Andeutungen von Furchen oder einzelnen Polygonen. Einzelne Eier zeigen am oberen Pol oder in der Nähe desselben eine ausgedehnte Depression und um dieselbe strahlig gruppirt ein ganzes

Digitized by Google

System verschieden tiefer Furchen, die sich gegen die Depression mit gebogenen Rändern abgrenzen. Ist die Depression unregelmässig begrenzt, so erscheint sie, wie ich mich früher ausdrückte, kraterförmig.

Von diesen eigentlich „barock" gefurchten Eiern führen nun je nach der Versuchsanordnung alle Uebergänge zu weniger unregelmässigen und ganz regelmässigen Formen. Die Uebergangsformen zeigen häufig eine oder zwei sich überkreuzende, ziemlich gradlinig über den oberen Pol verlaufende, sehr deutliche Hauptfurchen, von denen sich hier und da sekundäre Furchenstücke abzweigen, sich wohl auch zu einzelnen kleinen Furchungspolygonen verbinden u. s. f. (vergl. Fig. 12.) Es ist unmöglich, alle vorkommenden Fälle in der Beschreibung zu erschöpfen; ich will nur nochmals betonen, dass alle hier unterschiedenen Formen durch alle möglichen Uebergänge mit einander verbunden sind. — Die äusserlich ganz missfarbigen und rauhen Eier sind, wie oben schon erwähnt, zum grossen Theil schon vor Ablauf der Furchungszeit abgestorben, zum anderen Theil geschieht dies bald nach diesem Termin; dieselben furchen sich nicht und zeigen keine anderen Veränderungen, als die, welche schon früher eingetreten und demgemäss geschildert sind. Ein kleiner Theil derselben lebt aber wahrscheinlich, ohne es zur Furchung zu bringen, noch eine Zeit lang weiter, was sich an der deutlichen Kernvermehrung im Innern dieser Eier kund giebt. Wenigstens scheint mir für die Beobachtung, dass sich stark zersetzte Eier finden, welche einige Stunden nach Ablauf der Furchungszeit auch in der unteren Hälfte zerstreute Kerne zeigen, kaum anders zu deuten, als dass bei diesen Eiern eine fortschreitende Kerntheilung ohne Eitheilung aufgetreten sei. Man müsste, wenn man diese Deutung ablehnt, entweder eine durch keine Beobachtung gestützte Wanderung der Kerne ohne Vermehrung annehmen, oder ein nachträgliches Verschwinden von zuerst gebildeten Furchen, wogegen wieder spricht, dass dann auch die bei der Furchenbildung in's Eiinnere eindringenden Pigmentgrenzen der Furchen mit verschwunden sein müssten u. dgl. mehr. Dazu kommt, dass sich an den im Inneren dieser Eier verstreuten Kernen die unten näher zu besprechenden Merkmale der Proliferation mitunter ganz deutlich nachweisen lassen.

Die mikroskopische Untersuchung der übrigen mehr oder weniger unregelmässig gefurchten und fragmentirten Eier lehrt Folgendes:

Digitized by Google

Die mit den Spermakernen in's Ei eingedrungenen Pigmentzüge sind bei Eintritt der Furchung meist noch deutlich sichtbar; es ist dies für die Deutung der Vorgänge, wie wir sehen werden, nicht unwesentlich.

Die Spermakerne selbst zeigen zur selben Zeit zum grossen Theil dieselben Formen, wie früher, namentlich wo dieselben in dichten Haufen zusammensitzen, nach dem oben Gesagten also vorzüglich in der Peripherie. Ja in einzelnen Eiern sieht man an den Einbruchsstellen noch die oben beschriebenen Bündel wenig veränderter Spermatozoenköpfe stecken. Die mehr vereinzelten Spermakerne dagegen, welche meist tiefer in's Eiinnere vorgedrungen sind, zeigen sich jetzt häufig in einem veränderten Zustande, den man an günstigen Präparaten als den der Mitose (Karyokinese) erkennen kann (vergl. Fig. 22—25 Sk[1]). Freilich darf man nicht erwarten, an diesem von Natur sehr ungünstigen Objekt und bei der durch besondere Rücksichten diktirten, für Untersuchung karyokinetischer Figuren nicht vortheilhaften Behandlungsweise die Bilder der mitotischen Kerntheilung immer in der Klarheit zu sehen, wie an Präparaten aus der Epidermis der Salamanderlarven u. dgl. An den besten Figuren (z. B. Fig. 25) findet man in einem hellen Hof von hantelförmigem oder spindligem Umriss zwei Büschel feiner, starkgefärbter Fäden liegen, die von zwei einander abgewandten Centren aus gegeneinander ausstrahlen; an anderen Stellen erkennt man scheinbar frei in einem hellen Hof einen Körnerstern oder Fadenknäuel von mehr oder weniger regelmässiger Gestalt; hier und da erkennt man deutlich contourirte Formen, die ein Netzwerk stark gefärbter Fäden und Körner enthalten u. dergl. mehr. Trotz ihrer Unvollkommenheit ist die Deutung der Formen als Mitosen, wenn man die an günstigen Objekten gewonnenen Bilder kennt, eine ganz unzweifelhafte.

Oben ist schon gesagt, dass die mitotischen Formen meist einzeln liegen (Fig. 24), doch fehlt es nicht an Beispielen dafür, dass auch ein Kern in nächster Nähe eines grösseren Haufens unveränderter Kerne die betreffenden Veränderungen aufweist (Fig. 22 Sk[1]). Immer aber ist die Zahl der karyokinetischen Kerne verglichen mit der Gesammtzahl der in's Ei eingedrungenen Kerne sehr klein. Dass es aber hier mehrere der in's Ei eingedrungenen Spermakerne sind, die zugleich in Theilung gerathen, lässt sich, abgesehen davon, dass die Herleitung von einem Kern nach den

Digitized by Google

Zeit- und Lagenverhältnissen derselben höchst unwahrscheinlich ist, dadurch mit Sicherheit nachweisen, dass in vielen Fällen für jeden der karyokinetischen Kerne sich eine besondere, von der Peripherie hineinziehende Pigmentstrasse vorfindet.

Eier mit einfacher und mit Kreuzfurche, die bei der Oberflächenbetrachtung nur geringe Unregelmässigkeiten aufweisen, zeigen in Bezug auf die Furchung auch im Innern die gewöhnlichen Verhältnisse. Die erste Furche schneidet vom oberen Pol ausgehend allmählich durch das ganze Ei hindurch, während die zweite inzwischen an der oberen Seite einsetzt. Dabei trifft man auch in diesen Eiern fast immer nicht nur die den Theilstücken entsprechende Zahl von häufig in Karyokinese begriffenen Kernen in ihrer charakteristischen Lage zur Theilungsebene, sondern ausserdem noch in einem oder anderem Segment unregelmässig gelagerte Kerngruppen, die durch je einen besonderen Pigmentstrang ihre verschiedene Abstammung nachweisen. Fig. 24 illustrirt einen solchen Fall: hier sitzt bei relativ einfacher Furchung an einer circumscripten Stelle des Eies ein ganzer Schwarm von Spermakernen, die aber keine wesentliche Oberflächenveränderung hervorgebracht haben.

Die Furchung der Eier, welche oben als „barock" gefurcht bezeichnet wurden, zeigt auf den Schnitten eine Reihe von Eigenthümlichkeiten, die mit denen des Oberflächenbildes, dem simultanen Erscheinen vieler Furchen in verschiedenster Länge, Ausbildung und Richtung, in vollem Einklange sind. Man konstatirt an solchen Schnitten eine Menge wenig tief einschneidender Furchen, die von den verschiedensten Stellen der Peripherie des dunklen Feldes ausgehen. Die Richtung derselben ist bald senkrecht, bald schräg zur Oberfläche (vergl. Fig. 22). In die Furchen ist, wie in der Norm, die schwarze Pigmentrinde eingezogen. Sehr häufig ist die Richtung zweier benachbarter Furchen sehr schräg gegeneinander geneigt oder die Furchen werden schliesslich der Oberfläche parallel, sodass dieselben sich in der Tiefe stellenweise erreichen. Dann erscheinen grössere oder kleinere Theilstücke auf einer Anzahl von Schnitten ringsum ganz abgeschnürt. Einzelne kleinste warzenartige Abschnitte sind übrigens jetzt in der That vollständig abgetrennt (Fig. 23 Fa^1).

Ist die Barockfurchung einigermaassen ausgeprägt, die Zahl der Furchungseinschnitte demgemäss gross, so schneidet, auch wenn

Digitized by Google

seit der Befruchtung etwas mehr als 3 Stunden (etwa $3^1/_2$ St.) verflossen sind, doch keine der zahlreichen Furchen tiefer in das Ei ein, geschweige durch dasselbe hindurch. Es kommt hier also nur zu einer Einfurchung des Eies mit Abschnürung knospenartiger Theilstücke, aber zu keiner Durchfurchung.

Wir werden später sehen, dass diese Abschnürung kleinerer Theilstücke mit vorausgehender Kernvermehrung bei den Eiern, welche nicht allzutief verändert sind, noch weiterhin fortschreitet, sodass schliesslich auf anderem Wege als gewöhnlich mehr oder weniger vollständig das Stadium einer Morula oder Blastula von Furchungskugeln erreicht werden kann.

Dass diese gleichzeitig auftretenden zahlreichen Furchen durch die in der Mehrzahl in den betreffenden Eiern vorhandenen Kerne hervorgerufen sind, bedarf wohl keiner besonderen Auseinandersetzung. Schwieriger ist die Frage, welche Kerne von den vielen, die die Zahl der Furchen immer um das Vielfache übersteigen in jedem einzelnen Falle als die die Furchung veranlassenden anzusehen sind. In manchen Fällen ist die Beziehung eines Kernes zu den benachbarten Furchen so in die Augen fallend, und den Verhältnissen bei der normalen Furchung so ähnlich (z. B. in Fig. 22), dass ein Irrthum kaum möglich ist, in anderen aber ist die Entscheidung äusserst schwierig. — Im Allgemeinen ist zu sagen, dass die grossen und dichten Kernhaufen, welche meist in der Peripherie des Eies stecken bleiben und oft sozusagen unreife Kernformen aufweisen, selten in offenbarer Beziehung zur Furchenbildung stehen; vielmehr sind es die einzeln oder in ganz kleinen Gruppen zusammenstehenden Kerne, die tiefer in das Ei eingedrungen sind und häufig Erscheinungen der Karyokinese zeigen, welche als Urheber der Furchung erscheinen. Am leichtesten gelingt die Bestimmung der Beziehung zwischen Furchen und Kernen in den einfacheren Fällen, wie einen solchen Figur 12 darstellt. Die Figur stellt die nach einer Schnittserie construirte Flächenprojektion der oberen Hälfte des Eies dar, in welche neben den Furchungslinien die Höfe mit ihren Kernen und die zu denselben führenden Pigmentstränge eingetragen sind[1]).

1) Die Flächenprojection wurde in der Weise gewonnen, dass ich die Schnitte zählte, es waren 92, und für jeden Schnitt den Zwischenraum von 1 m des käuflichen Millimeterpapiers in einem Kreise von 46 m Radius bestimmte; es war dann nur nöthig diejenige Tubuslänge am Mikroskop zu

Digitized by Google

Man bemerkt deutlich, wie die Furchungslinien sich zwischen den verschiedenen Kerngruppen hindurchziehen, von denen 5 an deutlich gesonderten Pigmentsträngen mit weit voneinander entfernten Fusspunkten ansitzen. Eins vermag die Flächenprojektion nicht wiederzugeben, in welcher Weise die schräg einschneidenden Furchen sich stellenweise in der Tiefe treffen, noch weniger natürlich die verschiedenen Tiefen, in der die Kerngruppen gelagert sind. Es sei nebenbei bemerkt, dass das Furchenbild, das die Flächenconstruktion lieferte, mit der Skizze, welche ich mir vor dem Schneiden angefertigt hatte, in den Hauptsachen recht gut übereinstimmte.

Eier, wie die der Figuren 3—5, lassen keine specialisirte Deutung zu, für diese kann man nur ein allgemeines Bild der sich abspielenden Vorgänge entwerfen. Hier mögen zuerst zwischen den der Oberfläche zunächst liegenden wirksamen Kernen und Kerngruppen senkrechte Furchen einschneiden, die aber beim Vordringen in die Tiefe durch den Einfluss anderer hier und da eingesprengter Kerne und Kerngruppen in schräger und horizontaler Richtung abgelenkt werden. — Bei der normalen Furchung bildet jeder Kern einen Mittelpunkt, um den sich der Dotter contrahirt; da im ganzen Ei vor der ersten Theilung und später in jedem Segment immer nur zwei Kerne zugleich vorhanden sein können, so schneidet die Theilungsebene stets in der neutralen Ebene zwischen den Wirkungssphären dieser beiden Kerncentra von der Oberfläche aus gerade und vollständig hindurch. Anders in unserm Falle, wo von vornherein im Ei eine grosse Zahl verschieden gelagerter wirksamer Kerncentra vorhanden sind. Es treten dann nicht blos zahl-

fixiren, bei der die grösste Breite des mittelsten Schnittes grade in 92 Theilstriche des Okularmikrometers fiel, um ein bequemes Ablesen der auf die Längsstriche einzuzeichnenden Entfernungen zu erreichen. — Ich habe noch von zwei anderen Eiern mit complicirterer Furchenbildung ähnliche Flächenprojectionen gemacht, nur war ich in Folge der grösseren Complication gezwungen, beinahe jeden Schnitt in entsprechender Vergrösserung zu zeichnen, um die nöthigen Maasse abnehmen zu können. Welche Fehler entstehen, wenn so in verschiedener Tiefe unter einer kugelförmigen Oberfläche und in dieser selbst gelegene Theile in eine zu der Kugeloberfläche tangentiale Ebene projicirt erscheinen, bedarf keiner Auseinandersetzung. Für den einfacheren Fall der Figur 6 dürfen wir aber diese Fehler vernachlässigen und grade wegen seiner geringeren Complication, die alle Beziehungen durchsichtiger erscheinen lässt, erschien mir eben dieser Fall der Abbildung würdig.

Digitized by Google

reiche Furchen an der Oberfläche auf einmal auf, sondern die Interferenz der in verschiedener Tiefe gelagerten Centra bewirkt Ablenkungen der anfänglich senkrecht einschneidenden Furchen, sodass dadurch zeitig kleine Theilstücke fast ganz oder ganz abgeschnürt werden, die unter Umständen nicht einmal einen Kern enthalten.

Als die hauptsächlich wirksamen Kerne habe ich oben die in Karyokinese begriffenen angesprochen; — da aber die im Ruhezustande befindlichen sich sehr wohl kurz vorher in Karyokinese befunden haben können, so bleibt dieser Satz auch gültig, wenn, wie es in der That der Fall ist, auch Kerne im Ruhezustande gefunden werden, auf welche sicher Furchen zu beziehen sind.

Es sei noch besonders hervorgehoben, dass die karyokinetische Kernveränderung vor Ablauf der Furchungszeit nicht gefunden wurde.

Es stellt sich nun die vorläufig kaum lösbare Frage, ob es in der That reine Spermakerne sind, die in unserem Falle ohne Betheiligung des weiblichen Elementes das eigenthümliche Bild der Barockfurchung hervorgerufen haben, oder ob man sich ähnlich wie nach der bekannten Darstellung von Fol vorzustellen hat, dass alle die Spermakerne, welche überhaupt im Stande sind Furchung zu veranlassen, sich doch wenigstens mit einem Bruchtheile des weiblichen Elements, des Eikerns, verbunden haben. Die Frage ist schon deswegen so besonders schwierig, weil den weiblichen Vorkern des Froscheies noch Niemand eher als kurz vor Beginn der Copulation gesehen hat. Wenn man aber in unserem Falle zwei Kerne in einem hellen Hofe einander genähert findet, so können dies eben auch zwei zusammen eingedrungene Spermakerne sein.

Die Analogie, die die hier dargestellten Erscheinungen mit den von Fol beschriebenen darbieten (Eindringen vieler Spermatozoen, darauf folgende multiple Fragmentirung des Eies), würde dafür sprechen, dass auch analoge Vorgänge in Bezug auf das Eingreifen des weiblichen Elements vorliegen. Auch spricht die Erfahrung, dass dichte Haufen von Spermakernen, welche nahe der Oberfläche stecken bleiben, selbst wenn sie vollständig ausgebildet (reif) sind, häufig an der Furchung unbetheiligt erscheinen, dafür, dass zur Bildung eines richtigen Furchungskerns, d. h. eines Kerns, dessen Theilung eine Theilung des umgebenden Dotters

nach sich zieht, eine Conjugation mit dem weiblichen Element oder Bruchtheilen desselben, für die jene dichten Kernhaufen offenbar ungünstig liegen, nothwendig ist. Doch ist dies Alles nicht sicher, die oben gestellte Frage bleibt demnach unentschieden.

Von Einzelheiten sei Folgendes nachgetragen. In manchen Eiern hat sich unter einer von dicken Pigmentmassen erfüllten Einbruchsstelle von Spermatozoenschwärmen (in der Nähe der Grenze des hellen und dunklen Feldes) ein ovoider Raum scharf abgegrenzt, der mit grobkörnigem Dotter angefüllt ist. In demselben sieht man ein eigenthümlich regelmässig verzweigtes, gleichmässig dickes Netzwerk von Pigmentzügen. Kerne oder lichte Kernhöfe waren in den ungefärbten Präparaten nur selten zu sehen. Ich habe nur wenige solche Eier gefunden.

Andere Bastardirungen.

Versuche.

R. a. ♂ R. f. ♀ — 1 b[1]).

Ich habe die Befruchtung von Eiern der R. f. mit Samen von R. a. öfters versucht, aber nicht immer darüber Protokoll geführt, weil das Resultat, ganz wie bei Pflüger, stets ein rein negatives war; nur einmal, am 30./3. 1884 zur Zeit der Hochbrunst beider Arten, fand sich unter den Vormittags um $^1/_4$10 befruchteten Eiern Nachmittags um 5 ein einziges, das aber jetzt, nach beinahe 7 Stunden, erst die erste Furche zeigte. Da ich vor diesem Versuch am selben Tage verschiedene Bastardirungen mit ♂ von R. f. ausgeführt hatte, würde ich dieses Resultat ohne weiteres auf einen Versuchsfehler beziehen, läge nicht die merkwürdige Verzögerung im Auftreten der einen Furche vor, die mit anderen Erfahrungen über retardirtes Erscheinen der Furchen gerade bei bastardirten Eiern übereinstimmt. Trotzdem würde ich das Gesammtresultat mit 0 bezeichnen.

R. e. ♂ R. f. ♀ — 3 b.

Am 17./3. 84 erhielt ich durch gütige Vermittlung des Collegen Gierke, der sich zu jener Zeit in Neapel aufhielt, aus

1) Die den Namen der Arten beigesetzten Ziffern und Buchstaben beziehen sich auf die von Pflüger II. p. 540 aufgestellte Tabelle.

der Umgegend dieser Stadt eine Kiste mit R. esc., die in Brunst sein sollten. Es hatten aber fast alle ♀ schon abgelaicht, nur eins hatte verdorbene Eier im Uterus, wenige hatten dieselben noch im Ovarium. Die Samenflüssigkeit eines dieses ♂ von R. e., das noch Umarmungslust zeigte und deutliche graue Daumenschwielen besass, brachte an Eiern von R. f. gar keine Veränderung hervor, während die Eier desselben ♀ mit dem Samen der zugehörigen Art befruchtet, sich ausgezeichnet entwickelten. Am 25./3. 84 wiederholte ich den Versuch, nahm aber die Genitalien von zwei der italienischen ♂ zur Bereitung der Samenflüssigkeit. Die leider nur sehr kurze Notiz über das Resultat lautet im Protokoll: 7 Stunden nach der Befruchtung die meisten Eier unverändert, einige wie angestochen und ein Paar mit unsicheren Furchen, eines etwas regelmässiger. — Der Versuch, aus Italien brünstige und zur Befruchtung geeignete R. esc. zur Laichsaison unserer braunen Frösche und Kröten Ende März oder Anfang April zu erhalten, ist mir also missglückt. Auch R. esc., die ich der grossen Freundlichkeit des Herrn Prof. Canestrini in Padua verdanke, waren nicht brauchbar. Wahrscheinlich ist es zweckmässiger, die Versuche an Orten Italiens anzustellen, an denen die Laichperiode der Rana escul. mit der unserer früh laichenden Anuren zusammenfällt, da der grüne Frosch zur Zeit der Brunst gegen die Schädigungen des Transportes viel empfindlicher ist, als R. f., R. a. u. s. f. Ich bin gern bereit, italienischen oder in Italien arbeitenden Collegen die betreffenden Sendungen hiesiger Anuren zu übermitteln. Ob in der That der Umstand, dass die von mir benutzten R. esc. in oder kurz nach der Brunst standen, auf das Resultat des Versuches vom 25./3. 84 von Einfluss war, wage ich nicht zu entscheiden, namentlich da am selben Tage Befruchtungen mit Samenflüssigkeit von R. f. vorausgegangen waren.

Probeeier des ♀ von R. f. waren in reines Wasser gelegt worden, über dies Resultat der Untersuchung war aber leider nichts angemerkt, jedenfalls war es negativ, sonst hätte sich sicher eine Notiz gefunden.

R. e. ♂ R. a. ♀ — 3 d.

Gab im Ganzen dasselbe Resultat, wie bei Pflüger, nur waren es bei uns immer wenige Eier, die sich furchten; einmal gelangte eins bis zum Schlusse des Ruskonischen Afters. Grade diese, so-

Digitized by Google

wie die umgekehrte Bastardirung wären in Italien oder mit italienischen ♂ vielleicht mit Erfolg zu wiederholen.

R. f. ♂ R. e. — 4 a.

Diesen Versuch habe ich voriges Jahr nur einmal und zwar mit negativem Erfolge wiederholt. Pflüger hat in dem Litteraturnachweise übersehen, dass ich diese Bastardirung in meiner ersten Arbeit ebenfalls und mit ähnlichem Erfolge, wie er selbst, angestellt hatte, nur dass die mit der Samenflüssigkeit von R. f. übergossenen Eier von R. e. bei meinen Versuchen, vielleicht in Folge einer Erkrankung der benutzten ♂, vielfach eine eigenthümliche, hochgradige Dellung zeigten.

R. a. ♂ R. e. ♀ — 4. c.

Auch bei diesem Versuche, den ich jetzt mit ganz gleichem Versuche, wie früher wiederholt habe, hat Pflüger in dem Litteraturnachweise meine Versuche nicht mit aufgeführt.

B. c. ♂ R. f. ♀ — 7 b.

Das Resultat dieser Bastardirung hat Pflüger in seiner Tabelle merkwürdigerweise mit 1 (unregelmässige Furchung) bezeichnet, obgleich dasselbe in mehrfach wiederholten Versuchen rein negativ ausfiel, und nur in einem Versuche (des ersten Jahres) zwei unsymmetrisch gefurchte Eier vorkamen und er selbst nicht geneigt war, auf dieses positive Ergebniss Gewicht zu legen. Ich habe denselben Versuch einmal ebenfalls mit negativem Resultate angestellt.

B. c. ♂ R. a. ♀ — 7 d.

Bei dieser Versuchsanordnung, die Pflüger sechsmal an einem Tage angestellt hat, fanden sich nur in einem Uhrglase 4 unregelmässig gefurchte Eier, die rasch abstarben; ich habe dieselbe dreimal an verschiedenen Tagen mit rein regativem Erfolge wiederholt.

R. f. ♂ B. c. ♀ — 8 a.

Auch hier fehlt bei Pflüger der Verweis auf meine früheren Versuche. Ich habe diese Bastardirung mehrfach wiederholt und bei stärkerer Verdünnung des Samenblaseninhaltes von R. f. mehr normale Eier erhalten, als bei Einwirkung des concentrirten Samens.

Digitized by Google

Erstere entwickelten sich einmal bis zur Anlage des Ruskoni'schen Afters; dann starben dieselben ab.

R. a. ♂ B. c. ♀ — 8 c.

Negativer Erfolg (3 Versuche), wie bei Pflüger; einmal ein Paar zweifelhafte Eier.

R. e. ♂ B. c. ♀ — 8 e.

Diesen Versuch habe ich in meiner ersten Arbeit, obgleich mich Pflüger als einzigen Gewährsmann zu der Null der Tabelle in dem Litteraturnachweise aufführt, nicht gemacht; jetzt kann ich die 0 (negatives Resultat) nach einem Versuche vom 2./4. 85 bestätigen.

B. c. ♂ B. v. ♀ — 10 i.

Das Resultat dieses Versuches ist bei Pflüger nach meinen ersten Versuchen fälschlich mit 4 (Entwicklung bis zur fertigen Kröte) bezeichnet, es muss die Nummer 3 tragen (Entwicklung bis zur Kaulquabbe). Ich habe diese Bastardirung dreimal wiederholt. In dem einen Versuche (am 3./5. 84), bei dem wenigstens das eine der benützten ♂ noch Umarmungslust zeigte, bildete ein Theil der Eier die Rückenfurche, weiter wurden sie nicht beobachtet. In einem zweiten Versuche (27./8. 85) gelangten die Eier nur bis zur Bildung des Ruskoni'schen Afters, das Männchen war nicht mehr brünstig; in einem dritten Versuche am folgenden Tage erwiesen sich die Eier als nicht mehr normal.

Bo. i. ♂ R. e. ♀ — 13 f.

Hier ist offenbar im Pflüger'schen Litteraturnachweise 13 f mit 14 e verwechselt, ... 13 f ist nur von mir und 14 e nur von Pflüger und Smith angestellt.

P. f. ♂ R. a. ♀ — 15 d.

Die Samenflüssigkeit war aus den Hoden von 4 ♂ bereitet; dieselbe wurde in drei Verdünnungen auf Eihaufen von R. a. gebracht; das Resultat war rein negativ, während die Eier desselben ♀ sich mit dem Samen von R. f. mit dem gewöhnlichen Erfolge bastardiren liessen.


Digitized by Google

P. f. ♂ R. e. ♀ — 15 f.

Das ♂ von P. f., das zu diesem Versuche benutzt wurde, hatte schon über 8 Tage ein Weibchen seiner Art in der Gefangenschaft umarmt gehalten, als es am 17./5. 84 getödtet wurde, um mit der aus seinen Hoden genommeneu Samenflüssigkeit einen Eihaufen von der letzten R. e., die ich im vorigen Jahre bekam, zu befruchten. Es furchten sich fast alle Eier, aber meist mit kleinen Unregelmässigkeiten. Am folgenden Tage ist die Furchung vollkommen durchgeführt, dann werden aber die Eier fleckig und sterben sämmtlich ab.

P. f. ♂ B. c. ♀ — 15 k.

Am 3./5. 84 konnte ich einige Eischnüre von B. c. mit dem aus den Hoden eines hochbrünstigen, frischen ♂ von P. f. bereiteten Samenflüssigkeit befruchten. Dieselben furchten sich grösstentheils unregelmässig und gingen rasch zu Grunde, eine Minorität aber furchte sich regelmässig, davon brachten es eine Anzahl bis zum Stadium des Ruskoni'schen Afters, einige wenige, die isolirt waren, bildeten die Rückenfurche; einzelne waren dem Ausschlüpfen nahe, als sie mir verloren gingen. Die in Wasser geworfenen zahlreichen Probeeier zeigten keine Spur von Furchung. Mit ganz ähnlichem Erfolge (Entwicklung bis zur Anlage des Rusk. Afters) wurde der Versuch am 25./4. 85 wiederholt.

P. f. ♂ B. v. ♀ — 15 m.

Der Versuch wurde einige Male wiederholt, die Eier entwickelten sich theils regelmässig, theils unregelmässig; leider wurden dieselben nicht weiter beobachtet, als bis sie fein durchfurcht waren.

H. a. ♂ R. e. ♀ — 17 f.

Diese Bastardirung ergab mir ein rein negatives Resultat, das gleiche hat Pflüger bei einem Versuche bekommen, während bei andern sich einige wenige Eier furchten.

H. a. ♂ B. v. ♀ — 17 m.

Rein negatives Resultat.

Digitized by Google

Die Bastarde von B. v. ♂ B. c. ♀.

Ich habe in den letzten beiden Jahren wiederholt selbstgezogene Larven von Bufo variabilis, Bufo cinereus und Bastarde B. v. ♂ B. c. ♀ verglichen und über die Unterschiede genau Protocoll geführt. Das Wesentliche darüber habe ich schon in meiner ersten Arbeit angeführt; es kommt mir auch hier nicht so sehr auf eine detaillirte Beschreibung dieser Larven an, ich wünsche nur an den Bastarden sichere und leicht kenntliche väterliche Merkmale nachzuweisen, diese aber lassen sich an den umgewandelten Thierchen so untrüglich und deutlich zeigen, dass ich die feineren Unterschiede der Larven nicht eingehend besprechen will. Ich verweise nur auf die Abbildungen Fig. 9—11, welche die Ventralseite aller drei Formen nach lebenden, in Tabaksinfus gelähmten Exemplaren, und auf die Abbildungen Fig. 6—9, die die Seitenansicht des proximalen Schwanztheiles derselben Thiere darstellen. Dazu sei Folgendes bemerkt: Ausser der abgebildeten Form der Larven von B. v. giebt es vielleicht auch solche, bei denen die ganze Bauchseite bis auf kleine Stellen am Mundhöhlenboden so dicht mit metallisch glänzendem Pigment bedeckt ist, dass man den Untergrund nicht sieht.

In welchen Punkten die Bastardlarven der gewöhlichen väterlichen Larvenform ähneln, ist nach den Abbildungen leicht zu erkennen. Die Unterseite des Kopfes ist heller als die des Bauches (bei B. v. fast weiss), beide sind reichlich mit grösseren Goldpunkten bedeckt. — Bei B. c. ist die ganze Unterseite schwärzlich mit sehr spärlichen und feinen Goldpünktchen. Die Haut steht bei B. v. und den Bastarden in Form eines hellen Saumes an der Randcontour von den tieferen Schichten ab, bei B. c. ist nichts davon zu sehen. Bei B. v. und den Bastarden ist der Schwanzstamm heller, ausserdem bleibt am ventralen Rande desselben ein Streif frei von Pigment; der ventralen Schwanzflosse fehlt das Pigment vollständig oder bis auf minimale Spuren; bei B. c. ist der Schwanzstamm in seiner ganzen Breite gleichmässig dunkel pigmentirt und die ventrale Schwanzflosse regelmässig, wenn auch weniger dicht als die dorsale, mit dunklen Pigmentpünktchen und -Flecken bedeckt u. dgl. mehr. Im Ganzen ist die Beschaffenheit der Bastarde, auch wenn dieselben aus einem und demselben Ver-

Digitized by Google

suche stammen, recht variabel, die einen ähneln mehr der mütterlichen, die andern der väterlichen Form. Auch eine ganze Anzahl albinotischer Formen fanden sich wieder unter den Bastardlarven. Vielleicht steht das Auftreten des Albinismus bei diesen Krötenlarven auf einer Linie mit der oben geschilderten Erscheinung des Auftretens von weisslichen Pigmentstreifen am Schwanze bastardirter Froschlarven. Im Jahre 1884 gelangten wieder sehr viele der Bastardenkröten Anfang bis Mitte Juli zur Metamorphose. In diesem Jahr gelang es mir, wenigstens ein halbes Dutzend derselben bis tief in den Herbst hinein, bis nach der Mitte des Oktobers aufzuziehen. Leider gingen mir auch diese, wie die Froschbastarde, beim Versuche, sie zu überwintern, sämmtlich verloren. Doch waren die Thiere bis zum 18. Oktober, an dem ich dieselben genau untersuchte und beschrieb, ansehnlich gewachsen und sehr wohl entwickelt; ich verschaffte mir zur gleichen Zeit im Freien entwickelte Exemplare der elterlichen Arten aus demselben Jahre und konnte so leicht erkennen, dass dieselben schon alle charakteristischen Merkmale der erwachsenen Thiere zeigten, während meine Bastarde in eigenthümlichster Weise gemischt aussahen [1]).

Das Erste, was in's Auge fiel, war, dass in Bezug auf die Färbung meine 6 Bastardkrötchen fast ganz kleinen Bufo variabilis, also der väterlichen Art, glichen. Während die jungen B. c. uniform schmutzig braun oder rothbraun aussahen, sind junge B. v. aus dem Herbste des ersten Jahres, wie die alten, durch dunkelgrüne Flecken auf hellem Grunde in sehr charakteristischer Weise ausgezeichnet. Diese dunkelgrünen Flecken fehlten bei keinem meiner sechs Bastardkrötchen, nur waren dieselben bei den einzelnen Exemplaren über den Rücken hin verschieden deutlich; am Kopfe, namentlich an der Oberkinnlade, und an den Extremitäten erschienen sie immer so scharf, wie bei richtigen B. v. Die Undeutlichkeit der Flecken am Rücken, die sich bei einzelnen Exemplaren zeigte, hing davon ab, dass der Grund, auf dem die

1) Gerade in der ersten Zeit nach der Metamorphose findet man besondere Schwierigkeiten junge Kröten am Leben zu erhalten. Die Thierchen sind viel kleiner und unbehülflicher, als junge Fröschchen aus demselben Stadium, und vermögen kaum im Terrarium geeignete Nahrung zu finden; daher erklären sich meine grossen Verluste und die geringe Zahl der Ueberlebenden. Ebenso erging es mir aber auch bei dem Versuche, selbst gezogene junge B. c. nach der Metamorphose am Leben zu erhalten.


Digitized by Google

grünen Flecken standen, etwas dunkel, und die Grenzen der Flecken selbst verwaschen erschienen. Jedenfalls war die Zeichnung immer so deutlich und charakteristisch, dass ein Unbefangener die jungen Bastardkröten sicherlich für junge B. v., nicht aber für junge B. c. taxirt hätte. Und doch besassen dieselben bei näherem Zusehen eine ganze Reihe nur der mütterlichen Art zugehöriger Merkmale. Dazu gehört vor allen Dingen, dass die Bastarde ausnahmslos die für B. c. charakteristischen rothbraunen Dornspitzen auf der Haut zeigten, während dieselben bei B. v. farblos durchscheinend sind. Diese rothbraunen Dornspitzen traten aber bei ersteren auf den grünen Flecken der Haut durch Contrastwirkung ganz merkwürdig scharf hervor. Die Ohrdrüsen zeigten meist eine Form, die mit keiner der beiden elterlichen Arten vollkommen übereinstimmte. Dieselben waren breit spindelförmig oder dreieckig; jedesmal aber convergirten sie nach hinten, wie bei B. v. Die Gelenkhöcker an den Zehengelenken der hinteren Extremität sind immer paarig (wie bei B. c.), mit Ausnahme des Gelenkes zwischen erster und zweiter Phalanx der längsten Zehe, oder auch der zwei längsten Zehen, wo ich sie meist einfach fand. Die Höcker im Handteller nicht ganz so zahlreich, wie bei B. cin., aber zahlreicher als bei B. var. Färbung der Iris der bei B. variab. ähnlich.

Untersuchung der conservirten Eier aus den anderen Bastardirungen.

Bei den oben aufgezählten zahlreichen Bastardirungen, die ich in den letzten beiden Jahren ausgeführt habe, wurden nur in relativ wenigen Fällen Eier zur mikroskopischen Untersuchung conservirt. Vier Kreuzungsarten sind es namentlich, von denen ein ausreichendes Material vorlag:

$$\left.\begin{matrix}\text{R. f. ♂}\\ \text{B. c. ♀}\end{matrix}\right\}-\left.\begin{matrix}\text{B. c. ♂}\\ \text{B. v. ♀}\end{matrix}\right\}-\left.\begin{matrix}\text{B. v. ♂}\\ \text{B. c. ♀}\end{matrix}\right\}-\left.\begin{matrix}\text{P. f. ♂}\\ \text{B. c. ♀}\end{matrix}\right\}.$$

Freilich war dasselbe auch nicht ganz so günstig wie das der Kreuzung R. f. ♂ R. a. ♀, weil, wie oben schon bemerkt, die Kröteneier meist nach Erhitzen in verdünnter Glaubersalzlösung aus ihren Hüllen befreit wurden und dadurch in ihren oberflächlichen Schichten häufig etwas bröckelig geworden waren. Folgendes liess sich aber mit Leichtigkeit constatiren. Bei der Kreuzungsform R. f. ♂ B. c. ♀, bei der sich die Majorität der Eier unregelmässig

Digitized by Google

und vielfach, nur wenige einfach furchten, zeigten die meisten Eier, wenn sie vor der Furchung eingelegt waren, auch mehrfache unregelmässige Pigmentstrassen und mehrere denselben anhängende helle Höfe mit Kernchen; selbst an den Eiern, an denen sich die Furchung schon eingestellt hatte, konnte man, wenn dieselbe mehrfach und unregelmässig war, die Abstammung der im Innern hier und da verstreuten Kerne von mehreren Spermatozoen noch an dem Vorhandensein verschiedener Pigmentstrassen erkennen (vergl. Fig. 26). An den einzelnen einfach gefurchten Eiern findet man nur die gewöhnliche Zahl von Kernen.

Sehr charakteristisch ist demgegenüber das Bild, welches Eier aus der Bastardirung B. v. ♂ / B. c. ♀, bei der bekanntlich fast ausnahmslos einfache Furchung eintritt, auf den Schnitten darbieten, wenn die Eier eine Stunde vor Eintritt der Furchungszeit eingelegt waren. Sie zeigen, wie normal befruchtete Eier, nur eine Pigmentstrasse mit zwei in Conjugation begriffenen Kernen in einem endständigen hellen Hofe. Die einzige nicht uninteressante Abweichung, die ich unter zahlreichen Exemplaren auffinden konnte, war, dass, wie Fig. 15 zeigt (siehe auch die Tafelerkl.), in einem solchen hellen Hofe einigemale drei Kerne nebeneinander statt zwei sich fanden [1]).

Die Eier der Bastardirung B. c. ♂ B. v. ♀ schlossen sich zum Theil denen der reciproken Kreuzung an, d. h. dieselben zeigten eine Pigmentstrasse mit endständigem Kern oder Kernpaar, ein anderer Theil zeigte aber auch mehrfache Pigmentstrassen mit mehreren Kernen; es entspricht dies der Erfahrung, dass bei dieser Kreuzungsform sowohl regelmässige einfache, als auch unregelmässige mehrfache Furchungen beobachtet wurden. Eine Erscheinung war bei diesen Eiern besonders häufig zu sehen, ausser einer längeren wohl ausgebildeten Pigmentstrasse mit end-

1) Grade bei dieser Form der Bastardirung kommt es besonders häufig vor, dass anstatt einer Furche gleichzeitig zwei sich überkreuzende auftreten. Da ich vermuthete, dass dies vielleicht den Anfang einer Doppelbildung anzeigte, habe ich viel Zeit und Mühe darauf verwandt, solche Eier zu isoliren und unter möglichst guten Bedingungen aufzuziehen. Leider gelang es mir niemals, dieselben auch nur bis zur Bildung des Rusconi'schen Afters aufzubringen; nachdem dieselben durchgefurcht waren, gingen sie regelmässig zu Grunde.

Digitized by Google

ständigem Kern fanden sich noch in verschiedener Zahl kurze unregelmässige Pigmentzüge, die bald unter der Rinde endigten und nur hier und da ein kleines Kernchen erkennen liessen. Es darf dies wohl ebenso gedeutet werden, wie die analoge Erscheinung bei der Bastardirung R. f. ♂ R. a. ♀: es dringen mehrere Spermatozoen in's Ei ein, ein Theil derselben aber vermag nicht tiefer einzudringen und bildet sich nicht zu einem normalen Pronucleus um. Nur muss man für den vorliegenden Fall annehmen, dass die Spermatozoen sich nicht erhalten, wie bei R. f. ♂ R. a. ♀, sondern sich auflösen, da an den kurzen unregelmässigen Pigmentstrassen nur selten ein Kernchen deutlich war. — Freilich waren auch diese Eier nicht sehr gut conservirt[1]).

Endlich bei der Bastardirung P. f. ♂ B. c. ♀, bei der sich laut dem Protokoll viele Eier einfach, die Mehrzahl aber unregelmässig furchten, fanden sich in vielen der vor Eintritt der Furchung abgetödteten Eier nur zwei in Conjugation begriffene Kernchen, zu denen eine sehr dünne, mitunter kaum unterscheidbare Pigmentstrasse führte. Kurze, gewissermassen rudimentäre Pigmentstrassen ohne Kernhof und Kern kamen auch hier nicht selten vor. Eins fiel mir an diesen Eiern besonders auf, nämlich die geringe Deutlichkeit und Dünne der Pigmentstrasse. Während die Spermatozoen von B. c. selbst und ebenso die von R. f., wenn sie in Eier von B. c. ♀ eindringen, eine dicke, deutliche, tiefschwarze Pigmentstrasse ausziehen, sind dies die Spermatozoen von P. f. nicht im Stande. Auch an den Eiern von P. f., die mit Samen der eigenen Art befruchtet sind, ist die Pigmentstrasse sehr dünn.

Im Allgemeinen stellt sich also heraus, dass man guten Grund hat anzunehmen, dass in den Fällen von Bastardirung zwischen den einheimischen Anuren, wo die erste Furche einfach und regelmässig ist (B. v. ♂ B. c. ♀), auch nur eine Spermatozoe tiefer in das Ei eindringt und einen Spermakern bildet, der sich mit dem weiblichen Vorkern verbindet, dass aber in den Fällen, wo die Furchung mehr-

1) An den tiefschwarzen Kröteneiern, an denen das helle Feld oft nur eine kaum merkliche Aufhellung der Pigmentrinde darstellt, dringen die Spermatozoen bei Bastardbefruchtung an jeder beliebigen Stelle der Eioberfläche ein; ich habe mitunter die Pigmentstrasse nur in den grobkörnigen Dotter hineingehen sehen; — es erfolgen dann ganz abweichende, vorläufig noch nicht erklärbare Unregelmässigkeiten in der Furchungsrichtung.

Digitized by Google

fach und unregelmässig einsetzt (R f. ♂ B. c. ♀), auch zahlreiche Spermatozoen in das Ei eingedrungen sind[1]).

Beides kommt vor bei der Kreuzung B. c. ♂ B. v. ♀, während P. f. ♂ B. c. ♀ sich mehr dem ersten Falle anschliesst. Inwieweit die bei den letzten beiden Kreuzungen recht häufigen geringeren Unregelmässigkeiten der ersten einfachen Furche auf Rechnung der Spermatozoen, die nur wenig tief in's Ei eindringen und keinen Vorkern bilden, zu setzen sind, inwieweit sie einfach auf die heterogene Beschaffenheit des weiblichen und männlichen Elements zu beziehen sind, kann ich nicht beurtheilen. Dass letzterer Faktor auch mit Sicherheit als entwicklungshemmend selbst bei ganz regulärer Befruchtung zu wirken im Stande ist, werden wir späterhin mit Sicherheit constatiren können.

Zusammenfassung und Besprechung der Resultate.

Die Resultate, die sich aus den Bastardirungsversuchen bisher ergeben haben, lassen sich ungefähr folgendermassen zusammenfassen:

1) Die Kreuzung zwischen den verschiedenen Arten einheimischer Anuren ist in vielen Fällen möglich. Auch die reciproke Befruchtung zwischen Männchen und Weibchen zweier Arten gelingt nicht selten (R. a. und R. e. Pfl. — B. v. und B. c. Born — B. v. und B. cal. de l'Isle); in einer grösseren Reihe von Kreuzungen ist die Befruchtungsfähigkeit aber eine einseitige.

Pflüger gebührt nicht nur das Verdienst das interessante Thema der Bastardbefruchtung mit verbesserten Hülfsmitteln wieder aufgenommen zu haben, sondern es gelang ihm auch sogleich die Eruirung einer fundamentalen Thatsache, auf deren Möglichkeit bis dahin kaum die Aufmerksamkeit gelenkt worden war. Dieselbe besteht in dem Nachweis, dass man bei der Kreuzung nicht nur darauf zu achten habe, ob schliesslich ein lebensfähiger Bastard zur Entwicklung kommt, sondern zuerst darauf, ob über-

1) Bei Pflüger ergab die Kreuzung R. f. ♂ B. c. ♀ regelmässige Furchung; welche Ursache dieses von dem meinigen abweichende Resultat hervorgebracht hat, verschiedene Concentration der Samenflüssigkeit oder Verschiedenheiten im Zustande der Eier und des benützten Samens, vermag ich nicht zu entscheiden.


Digitized by Google

haupt die Eier von dem Samen der fremden Art irgend eine Einwirkung erleiden. In der That gelang es Pflüger, zu zeigen, dass sogar Samen einer Urodele (Trit. alp. od. taen.) auf Eier einer Anure (R. f.) nicht ohne Einfluss bleibe, wenn auch die so bastardirten Eier sich sehr unregelmässig furchten und rasch zu Grunde gingen. Man hat demnach zwischen Befruchtungsfähigkeit und Entwicklungsfähigkeit bei der Bastardirung zu unterscheiden; nur von ersterer gilt das eben Gesagte; — volle Entwicklungsfähigkeit kommt bei den Bastardirungen zwischen den einheimischen Anurenarten recht selten vor, d. h. es ist mir bisher nur in zwei Fällen gelungen, aus einer Bastardirung hervorgegangene Thiere bis zur Vollendung der Metamorphose zu erziehen. Häufiger ist es, dass die Entwicklung früher oder später zum Stillstande kommt.

Es lassen sich also gewisse Grade der Entwicklungsfähigkeit unterscheiden, die ich im Folgenden etwas näher auseinandersetzen werde. Pflüger und Smith haben die bis zu ihrer Arbeit bei den Bastardirungsversuchen gewonnenen Resultate (einschliesslich meines in demselben Heft des Pflüger'schen Archivs erschienenen Aufsatzes) in Form einer Tabelle nach dem Grade der Entwicklung angeordnet dargestellt. Ich halte die Vermehrung des Materials durch meine oben angeführten Versuche für nicht erheblich genug, um hier die neue Tabelle, die ich mir nach Pflüger'schem Muster angefertigt habe, wiederzugeben. Sollte dies einmal geschehen, so würde ich, wie aus dem Folgenden hervorgeht, eine etwas ausführlichere Bezeichnungsweise der Resultate gebrauchen müssen.

Wie jene Autoren schon hervorgehoben haben, wird eine höhere Stufe der Entwicklung gewöhnlich nur von einer Minorität von bastardirten Eiern erreicht, während die Mehrzahl der Eier auf einer niederen Stufe stehen bleibt und abstirbt, ja fast immer zahlreiche Eier in denselben Versuchen vorhanden sind, bei denen die Befruchtung ganz wirkungslos blieb. So können sich bei der Kreuzung R. f. ♂ R. a. ♀, wie ich gefunden habe, unter Umständen einzelne Eier vollkommen entwickeln und die daraus gezogenen Larven können die Metamorphose glücklich überstehen, während die grössere Zahl der Eier auf verschiedenen niederen Stufen der Entwicklung stehen bleibt, viele sogar durchaus keine Merkmale der Einwirkung des Samens erkennen lassen. Meist sind

Digitized by Google

es nur einzelne Eier, die die höheren Stufen der Entwicklung erreichen und meist kommen neben solchen, die sich regelmässig und einfach theilen, auch solche, welche sich unregelmässig und multipel theilen, zugleich vor. Doch giebt es von diesen Regeln auch Ausnahmen. Bei der Kreuzung B. v. ♂ B. c. ♀ furchen sich unter günstigen Umständen alle Eier ebenso gleichmässig und einfach, wie bei normaler Befruchtung, alle Eier lassen Larven ausschlüpfen und es würden unter günstigen Umständen sicherlich auch eben so viele Larven wie von normal befruchteten Eiern zur Metamorphose kommen. Bei anderen Bastardirungen (R. e. ♂ R. a ♀) ist die Entwicklung eine fast ganz gleichmässig regelmässige, kommt aber trotzdem auf einer bestimmten Stufe (durchgefurchtes Ei) bei allen Eiern zum Stillstande.

Nicht zu vergessen ist auch, dass bei der Bastardirung die Einwirkung des fremden Samens auf die Eier durchaus nicht bei allen Versuchen gleichmässig ist, und dass es, wie unten auseinander zu setzen, nur zum Theil gelingt, die dabei mitspielenden Faktoren klar zu legen; — so kann es dem Experimentator leicht passiren, dass die Eier von einer und derselben Form der Kreuzung bei verschiedenen Gelegenheiten verschiedene Stufen der Entwicklung erreichen, ja dass einmal jede Einwirkung des Samens ausbleibt, während in anderen Fällen dieselbe deutlich erkennbar ist. Bei zwei verschiedenen Experimentatoren kommt dies natürlich noch leichter vor. So überwiegen bei Pflüger's Versuchen bei der Kreuzung R. f. ♂ B. c. ♀ die regelmässig gefurchten, bei mir bei unverdünnter Samenflüssigkeit die unregelmässig gefurchten Eier.

Aus der in dieser Arbeit gegebenen Darstellung geht hervor, dass in manchen Fällen sogar äusserst zahlreiche Samenfäden in das Ei eingedrungen sein und dort eine mehr oder weniger vollständige Umwandlung in Spermakerne, ja vielleicht eine Conjugation mit weiblichen Elementen durchgeführt haben können, ohne dass es darnach zur Furchung kommt. In diesen Fällen ist die Polyspermie, um den Hertwig'schen Ausdruck zu gebrauchen, grade die Ursache des Ausbleibens der Furchung; eine Einwirkung des Samens auf das Ei ist in diesen Fällen aber schon äusserlich leicht wahrnehmbar. Es giebt also eine freilich in vielen Beziehungen von dem normalen Vorgang abweichende Bastardbefruchtung, bei der es nicht einmal bis zur Ausbildung des ge-

Digitized by Google

wöhnlichen Merkmales der stattgehabten Befruchtung, bis zur Ausbildung von Furchen kommt. Befruchtung ohne Bildung von Furchen wäre demgemäss als niedrigster Erfolg der Bastardirung aufzufassen. Die Erscheinung ist bisher von mir nur bei der direkten Einwirkung unverdünnten, äusserst concentrirten, milchweissen Samenblaseninhalts von R. f. auf Eier von R. a. beobachtet worden. Der Process der Befruchtung ist bei dieser Art der Kreuzung so pathologisch, dass das Ei Veränderungen erfährt, in Folge deren es entweder rasch (vor Ablauf der normalen Furchungszeit) abstirbt oder zwar Zeichen längeren Lebens (Kernvermehrung) zeigt, eine Theilung des Dotters aber nicht einzuleiten vermag.

Ob es sich in diesen Fällen nur um eine Imprägnation des Eies ohne vollkommene Befruchtung, d. h. ohne Conjugation männlicher und weiblicher Kernelemente handelt, oder ob letztere wirklich zu Stande kommt, lässt sich an unsern Objekten freilich nicht mit voller Sicherheit entscheiden. In ganz vereinzelten Fällen fanden sich auch in Eiern, die, trotzdem die Furchungszeit längst abgelaufen war, äusserlich kaum irgendwelche Veränderungen zeigten, einzelne Kernchen, — hier wird es sich vielleicht nur um Imprägnation ohne Conjugation handeln.

Die zweite Entwicklungsstufe bei der Bastardirung besteht darin, dass Furchen auftreten. Hierbei müssten eigentlich verschiedene Unterabtheilungen gemacht werden, weil es vorkommt, dass bei bastardirten Eiern nach Ausbildung der ersten, zweiten u. s. w. Furche die weitere Theilung ausbleibt; da aber bei der überwiegenden Mehrzahl der Eier, wenn überhaupt die ersten Furchen zur Ausbildung kommen, die Furchung bis zum Brombeerstadium, bis zu vollendeter Durchfurchung fortschreitet, erschien es mir zweckmässig, von solchen Unterabtheilungen abzusehen. Diese Stufe fasst alle Furchungsstadien in sich und endigt bei den ersten Erscheinungen, die zur Gastrulation führen. Eine Theilung der in derselben enthaltenen Eier bietet sich ganz natürlich dar, nämlich in solche, bei denen die Furchung einfach und regelmässig ist und in solche, bei denen Unregelmässigkeiten in der Form und Zahl der Furchen zu bemerken sind. Man könnte daran denken, die Eier, bei denen sich nur Unregelmässigkeiten in der Form der Furche zeigen, ohne dass mehrere (meist unregelmässige) Furchen auf einmal auftreten, von den simultan multipel gefurchten Eiern zu trennen; da sich aber ergeben hat, dass beide Formen

Digitized by Google

in den meisten Fällen auf dieselben causalen Verhältnisse zu beziehen sind, erscheint diese Trennung unnöthig. Die Durchfurchung der Eier giebt aber deswegen eine sehr natürliche Unterabtheilung, weil es eine ganze Reihe von Kreuzungen giebt, bei denen die Eier mit grosser Regelmässigkeit nach derselben absterben. Dies gilt sowohl für unregelmässig (P. f. ♂ R. e. ♀, die meisten bei R. f. ♂ R. a. ♀ u. s. f.) wie für regelmässig (R. a. ♂ R. e. ♀, bei Pflüger R. f. ♂ B. c. ♀ u. s. f.) gefurchte Eier. Die Ausbildung des Ruskoni'schen Afters, die Gastrulation des Eies scheint also ein mit besonderen Schwierigkeiten verbundener Vorgang zu sein; auch normal befruchtete Eier können denselben unter ungünstigen äusseren Umständen nicht durchführen und sterben häufig in demselben ab; vergl. Roux, Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Theil. III. p. 39. Für die von Anfang an unregelmässig und multipel gefurchten Eier gilt es als Regel, dass eine grosse Zahl derselben nicht bis zur vollständigen Durchfurchung gelangt, oder nur an einem Theil der Eioberfläche feine Theilstücke zeigt, während andere Abschnitte gar nicht oder nur ganz grob und unvollständig gefurcht sind. Häufig zeigen sich dabei auch Unregelmässigkeiten in der Färbung, indem zuerst zwischen den Furchen, später an ganzen Abschnitten des Eies die innere unpigmentirte Dottersubstanz in schneeweissen Linien und Flecken heraustritt. Nicht selten ist das Auftreten von grauen krümlichen Massen zwischen Eioberfläche und innerster Hülle (Dotterhaut) der Vorbote des nahenden Todes [1]). Bei den Formen aber (wie z. B.

1) Ich habe eine ganze Anzahl solcher Eier aus verschiedenen Bastardirungsformen, die nach einem unregelmässigen Beginn der Furchung sich mehr oder weniger vollständig durchgefurcht hatten, geschnitten. Figur 27 [B. c. ♂ B. v. ♀] giebt das Bild eines mittleren Schnittes durch ein derartiges Ei. Man sieht, es hat sich eine kleine, excentrisch gelegene Furchungshöhle, die nach oben von einer Schicht Furchungskugeln begrenzt ist, gebildet. An der innern Seite derselben liegt ein ganzer Haufen höchst ungleich geformter und ungleich grosser Furchungsabschnitte. In einzelnen besonders grossen Theilstücken, die mitten unter den kleineren eingesprengt liegen, sieht man ganze Klumpen zusammengebackener Kerne. Es lässt sich nicht mehr entscheiden, ob diese Kernhaufen primär entstanden sind, d. h. ob dieselben noch Haufen von zusammen eingedrungenen Spermakernen darstellen, oder ob dieselben secundär, d. h. durch successive Theilungen eines Kerns ohne Zerfällung des denselben umgebenden Zellleibes entstanden sind. Die grösste untere Masse des Eies ist ungetheilt, aber von zahlreichen Kernen durchsetzt,

Digitized by Google

R. a. ♂ R. e. ♀), bei denen von Anfang an sich fast alle Eier regelmässig furchten, verläuft der Furchungsprocess in ganz normaler Weise zu Ende; die Theilstücke werden feiner und feiner und verschwinden endlich für das blosse Auge, man sieht den Eiern nichts Abnormes an, man wartet auf das Erscheinen des Ruskoni'schen Afters, aber derselbe bleibt aus und nach einiger Zeit bieten die Eier die Zeichen des beginnenden Zerfalls dar, sie sind abgestorben.

Die nächste natürliche Stufe wäre die, bei der die meisten Eier den Schluss des Ruskoni'schen Afters ganz oder nahezu erreichen und dann zu Grunde gehen, ohne die Rückenfurche zu entwickeln. Ist es die grössere Zahl der Eier, welche es bis zur Ausbildung des Ruskoni'schen Afters bringt, so entwickeln auch fast immer einige die Rückenfurche u. s. w., wie z. B. bei der Kreuzung B. c. ♂ B. v. ♀. Man kann als sicher annehmen, dass, wenn es überhaupt zur Bildung des Ruskoni'schen Afters kommt, die Entwicklung mit einer einfachen Furche begann und wenn derselbe zum Schluss kommt oder gar die Rückenfurche auftritt, dass dann die erste wie die folgenden Furchen auch regelmässig abliefen. Die Erreichung dieses Stadiums ist aber so wenig wie die des folgenden eine Garantie für die vollkommene Ausbildung des Eies zum

---

die vielfach von schmalen Pigmenthöfen umgeben sind. In anderen Fällen war das ganze Ei ungetheilt oder es hatten sich von demselben nur wenige Theilstücke zunächst der Oberfläche abgeschnürt. Fast immer aber findet man überall in der Masse des Eies Kerne verstreut. Etwas anders stellt sich das Bild dar, wenn man die mit concentrirten Samen von R. f. bastardirten Eier von R. a., welche sich gar nicht gefurcht hatten, nach einem Tage untersucht; — auch hier findet man mitunter die Kernvermehrung; neben einzelnen im ganzen Ei verstreuten Kernen treten dann noch eigenthümliche Gebilde auf, die sicherer als Reste von zusammen eingedrungenen Spermakernen angesprochen werden dürfen; — es sind dies stark roth gefärbte, netzförmig verbundene Fäden oder tropfenartig geformte Gebilde von sehr wechselnder Form und Grösse; — die meisten dieser Eier freilich zeigen gar keine Kernvermehrung, sicher keine Ausbreitung der Kerne in der unteren Hälfte des Eies; dieselben sind eben lange abgestorben. Es herrscht natürlich in den Schnitten durch solche Eier ein ganz bunter Wechsel; da mir die Verfolgung der einzelnen Erscheinungen kein weiteres Interesse bot, habe ich mich bisher mit der Untersuchung einer beschränkten Anzahl von Formen und Stadien begnügt.

Digitized by Google

Frosch, auch diese Eier sterben häufig ab, ohne dass besondere Abnormitäten an ihnen äusserlich wahrnehmbar wären.

Das folgende Stadium umfasst die ganze übrige Zeit des Eilebens bis zum Ausschlüpfen der Larve. Von demselben gilt dasselbe, was soeben für das vorhergehende gesagt wurde.

Kommt es endlich zum Ausschlüpfen der Bastardlarven, so zeigt sich meistens bald, ob dieselben lebensfähig sind oder nicht; häufig sterben dieselben kurz nach dem Ausschlüpfen (B. c. ♂ B. v. ♀ in meinen ersten Versuchen) ab, ohne verbildet zu erscheinen, in anderen Fällen erscheinen die ausgeschlüpften Larven von vornherein krank. Gelingt es aber die Larven längere Zeit, bis sie anfangen sich lebhafter zu bewegen und nach Nahrung zu suchen, am Leben zu erhalten, so glaube ich, sind auch alle inneren Schwierigkeiten überwunden; die Larven können dann bei günstigen äusseren Bedingungen bis zur Metamorphose und darüber hinaus erzogen werden; — wenn dieselben dann noch zu Grunde gehen, so liegt es gewiss an Zufälligkeiten, wie sie ja oft genug auch normale Brut in der Gefangenschaft decimiren oder auch ganz vernichten.

2) Bis nach der Metamorphose gelang es mir, Thiere zu erhalten bei der Kreuzung R. f. ♂ R. a. ♀ und B. v. ♂ B. c. ♀. Diese beiden Fälle unterscheiden sich aber sehr erheblich von einander: die Samenflüssigkeit brünstiger Männchen von B. v. wirkt auf gute Eier von B. c. ♀ fast genau ebenso wie die der eigenen Art. Es furchen sich so gut wie alle Eier und entwickeln sich unter günstigen äusseren Verhältnissen ebenso sicher wie normal befruchtete Eier zu Larven und kleinen Kröten. — Ich wüsste kaum einen anderen Fall, wo die Bastardirung zwischen höheren Wirbelthieren (vielleicht mit Ausnahme gewisser Fische) so leicht gelingt, wie zwischen den beiden genannten Kröten. Beide Arten kommen fast in ganz Deutschland zusammen vor, die Laichzeiten fallen zwar nicht immer zusammen; — man findet aber in der Brunstperiode der früher laichenden B. c. ganz regelmässig schon brünstige Männchen von B. v., welche Weibchen von B. c. umarmt halten. Ich möchte daher die Kreuzung dieser beiden Kröten, die mit Berücksichtigung der genugsam erörterten Cautelen sehr leicht auszuführen ist, für ein genaueres Studium der durch den Einfluss des fremden Samens gesetzten Veränderungen bei der Entwicklung der Eier auf das Dringendste empfehlen. Freilich gehört zu einer

Digitized by Google

solchen Untersuchung eine vorausgehende genaue Klarlegung der Entwicklungsgeschichte der beiden concurrirenden Arten.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei der Bastardirung R. f. ♂ R. a. ♀. Hier gelangen, selbst wenn man durch Verdünnung des Samens, wie oben erläutert, die Procentzahl der sich regelmässig furchenden Eier steigert, immer nur eine Minderzahl zur weiteren Entwicklung und schliesslich zur Metamorphose; die Mehrzahl der Eier furcht sich gar nicht oder unregelmässig und geht zu Grunde, obgleich auch bei diesen Arten die Verhältnisse insofern günstig liegen, als die Brunstzeiten in einander fallen. Auf die Deutung dieser Verschiedenheiten komme ich unten zurück.

Pflüger hat die Möglichkeit der Aufzucht von Bastarden bei den Anuren bezweifelt und meinen Resultaten gegenüber die Forderung aufgestellt, ich möchte an den Mischlingen Charaktere der väterlichen Art nachweisen. Ich glaube, dass ich im Vorhergehenden diese Forderung vollkommen erfüllt habe. Die Bastardkröten von B. v. ♂ B. c. ♀ zeigten, abgesehen von den anderen Merkmalen, die charakteristischen dunkelgrasgrünen Flecke der väterlichen Art in schönster Ausbildung; die Bastardlarven von R. f. ♂ R. a. ♀ zeigten zu zwei Drittel Formeln der Hornzähnchenreihen, wie sie für R. f. festgestellt sind und bei R. a. niemals gefunden werden (siehe oben p. 235 und p. 209). Für beide Bastardformen gilt aber das schon anderweitig bestätigte Gesetz, dass die Mischung der väterlichen und der mütterlichen Charaktere bei den Individuen aus einer und derselben Aufzucht sehr variabel ist, die einen neigen mehr zum Vater, die andern mehr zur Mutter hin. Offenbar steht diese Erscheinung in Parallele mit der bei verschiedenen Individuen derselben Abstammung verschiedenen Mischung individueller väterlicher und mütterlicher Charaktere bei der regulären Befruchtung, wie dieselbe beim Menschen die tägliche Beobachtung lehrt; nur dass in unserem Falle nicht individuelle Charaktere mit einander gewissermassen kämpfen und in verschiedenen Fällen derselben Mischung verschieden weit und verschieden verbreitet zum Siege gelangen, sondern Artcharaktere. Die Ursachen dieser verschiedenen Resultate sind uns in beiden Fällen noch vollkommen unbekannt, so wichtig freilich ihre Kenntniss wäre. Es ist bekannt, in wie weittragender Weise die Erfahrung über die verschiedenartigen Resultate der Mischung zwischen Individuen derselben Art in neuester Zeit von Weiss-

Digitized by Google

mann ausgenützt worden ist. Sehr interessant ist das Auftreten neuer Charaktere bei bastardirten Thieren. Dahin gehört einmal das häufige Auftreten von Albinismus bei der Kreuzung von B. v. ♂ B. c. ♀. Weder an den zahlreichen selbstgezogenen noch an den aus dem Freien geholten Larven der beiden elterlichen Arten habe ich jemals dergleichen beobachtet. Ebendahin gehören die weissen Pigmentflecke am Flossensaum der Bastardlarven von R. f. ♂ R. a. ♀, die Pflüger und ich beobachtet haben. Ob diese Erscheinung einen Ansatz zum Albinismus darstellt, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden.

Sind nun diese beiden Formen der Bastardirung zwischen den einheimischen Anuren in der That die einzigen, bei denen man hoffen kann, Bastarde zu erziehen? Sicherlich nicht. Die Versuche von de l'Isle (VII), der bei der reciproken Befruchtung zwischen B. ca. und B. c. Kaulquabben erhielt, verdienen mit den nöthigen Vorsichts- und Controlmassregeln gewiss Wiederholung. Für eine Reihe anderer Bastardirungen liegt, bei nachgewiesener Befruchtungsfähigkeit der Eier, regulärer Furchung eines Theils oder aller und Entwicklung bis zu vorgeschritteneren Stufen der Grund des schliesslichen Misslingens vielleicht nur in der Schwierigkeit, beide Geschlechter der verschiedenen Arten zu gleicher Zeit in Brunst zu erhalten, oder in der Vernachlässigung der Regel, dass man die regelmässig gefurchten Eier zeitig aus der Masse der unregelmässig gefurchten, rasch absterbenden und sich zersetzenden zu isoliren und unter möglichst günstigen Bedingungen aufzuziehen hat. Auch ist noch weit über die Hälfte der theoretisch möglichen Bastardirungen zwischen den neun einheimischen Anurenarten überhaupt nicht ausgeführt.

Es ist wohl kaum zu verwundern, dass die Aufzucht von Bastarden, deren Eltern einer Gattung angehören, gelungen ist, dass aber Eier, die mit Samen von Männchen einer anderen Gattung befruchtet sind, keine vollständige Entwicklung durchzumachen im Stande sind, wenigstens nach den vorliegenden, freilich sehr beschränkten Erfahrungen. Dagegen hat Pflüger gezeigt, dass die Geschlechtsprodukte selbst von zwei Angehörigen verschiedener Amphibienfamilien befruchtend auf einander zu wirken im Stande sind. Warum aber innerhalb einer Gattung nur bestimmte Kreuzungen auch bei vorhandener Befruchtungsfähigkeit regelmässige Furchung und Entwicklungsfähigkeit, andere und zwar häufig die

Digitized by Google

reciproken Formen unregelmässige Furchung und zeitiges Absterben ergeben, dafür kann natürlich der Grad der Verwandtschaft keinen Grund abgeben. Auf die Factoren, die diese Verschiedenheiten verursachen, komme ich unten noch weiter zurück.

3) Den früher von Pflüger und mir aufgestellten Satz, dass bei den Amphibien die Bastardbefruchtung am besten in der Hochbrunst beider Geschlechter zur Zeit der vollkommenen Reife beider Geschlechtsprodukte gelinge, muss ich auch jetzt noch aufrecht erhalten. Die Pflüger'sche Einschränkung, dass „scharf ausgesprochen und sehr auffallend dieses Gesetz für das Ei gültig ist, während der Same viele Wochen vor und nach der Hochbrunst noch immer Befruchtung, noch immer Bastardbefruchtung ermöglicht", wird durch meine Erfahrungen nur theilweise bestätigt; man muss sich dabei, glaube ich, vor vorzeitiger Generalisirung einzelner Thatsachen hüten. Schon in meiner ersten Arbeit (III. p. 505 und 508) habe ich selbst angeführt, dass die aus den Hoden von Männchen von B. c., die längst hinter der Brunstzeit standen, ausgepresste Samenflüssigkeit noch sehr deutlich auf die Eier von R. e. befruchtend wirkte, ebenso befruchtete Samen von R. f. lange nach der Laichperiode noch Eier von R. e. u. dgl. mehr; in diesen Fällen hat also der Samen in der That seine bastardirende Kraft wochenlang nach der Laichperiode noch bewahrt. Ob die Erziehungsresultate der so bastardirten Eier besser sein würden, wenn es gelingen sollte, die erwähnten Arten in voller Brunst zu kreuzen, werden erst weitere Versuche ergeben. — Andererseits habe ich p. 473 und vorhergehende p. meiner ersten Arbeit ausführlich auseinandergesetzt, wie sich damals die Eier von R. a. mit dem Samen einheimischer R. f. nicht mehr bastardiren liessen, während dieselben wenige Tage später, als ich aus der Schweiz frische brünstige R. f. erhielt, mit dem Samen dieser wieder befruchtet werden konnten; hier hatte also der Same seine bastardirende Kraft nach der Brunst rasch eingebüsst, während die Eier sich noch bastardirungsfähig erwiesen. Dabei ist freilich zu berücksichtigen, dass die Laichzeiten von R. f. und R. a. zwar ineinander, aber nicht vollkommen zusammenfallen, und zwar so, dass die Laichperiode von R. a. etwas später beginnt als die von R. f. und etwas länger ausdauert; die Eier waren also relativ jünger als der Samen und man kann aus diesen sehr prägnanten Versuchen nur schliessen, dass der Samen von R. f. für

Digitized by Google

Eier von R. a. sehr rasch nach der Brunstperiode seine befruchtende Kraft einbüsst, nicht aber dass hier das Ei nach der Brunst des Weibchens länger bastardirungsfähig blieb, als der Samen nach der Brunst des Männchens. Der Schlusssatz lautet also: Der Samen derselben Art behält seine bastardirende Kraft für Eier der einen Art (z. B. Samen von R. f. für Eier von R. a.) nur sehr kurze, für Eier einer anderen Art (z. B. Samen von R. f. für Eier von R. e.) sehr lange Zeit.

Mit diesem Satze stimmen die Erfahrungen, welche Pflüger (II. p. 530 ff.) mit den von mir nach Bonn geschickten R. a. machte, ganz gut überein. Am 20. April liessen sich die Eier derselben noch mit einer Samenflüssigkeit von R. f. befruchten, am 21. und 22. aber nicht mehr, dagegen waren sie zur selben Zeit noch für den Samen der eigenen Art und den von R. esc. befruchtungsfähig. Also auch hier versagte der Samen von R. f. für Eier von R. a. sehr rasch, während die letzteren sich mit anderem Samen noch bastardiren liessen.

In der ersten Arbeit Pflüger's (I. p. 592 ff.) versagte der Tritonensamen seine Wirkung auf Eier von R. f. zu einer Zeit, wo er die Eier der eigenen Art noch befruchtete, während dieselben Eier von R. f. unter Einwirkung der Samenflüssigkeit der eigenen Art sich ebenfalls furchten. — Aus diesem Resultat kann man also nur darauf schliessen, dass in diesem Falle die Kreuzung nur bei Hochbrunst beider concurrirenden Geschlechter wirksam ist.

Anureneier sind überhaupt nur relativ kurze Zeit befruchtungsfähig zu erhalten, selbst wenn man die Hülfsmittel anwendet, welche Pflüger zur besseren Conservirung derselben angegeben hat. Dass dieselben häufig länger für den Samen der eigenen als fremder Arten befruchtungsfähig bleiben, ergiebt sich sowohl aus Pflüger's, wie aus meinen Versuchen.

Gegen den an die Spitze dieses Absatzes gestellten, für die Amphibien gültigen Satz, dass die Bastardirung zur Zeit der Hochbrunst beider Geschlechter am besten gelinge, haben sich die Gebrüder Hertwig (VI) erklärt. Dieselben haben sehr interessante Bastardirungsversuche mit verschiedenen Seeigelformen angestellt und sind zu dem bemerkenswerthen Resultat gelangt, dass „bei den Echinodermen sich die Eier, nicht wenn sie am lebenskräftigsten sind, sondern bei abnehmender Lebensenergie durch Sperma einer andern Art befruchten lassen.“ Sie sind nun der Ansicht,

Digitized by Google

„dass bei den Amphibien die gleichen Verhältnisse vorliegen.“ Ich glaube mit Unrecht. Einmal ist a priori kein Zwang vorhanden, dass hier gleiche Verhältnisse vorliegen müssen. Ist doch der Erfolg innerhalb der einen Klasse der Amphibien selbst in beiden Fällen der reciproken Befruchtung nicht derselbe. B. v. ♂ B. c. ♀ ergab fast immer in den äusserst zahlreichen Versuchen, die ich zu allen möglichen Zeiten angestellt habe, einfache Furchung und gute Entwicklung, also Eindringen nur einer Spermatozoe. Bei der Kreuzung B. c. ♂ B. v. ♀ aber furchte sich der grössere Theil der Eier unregelmässig und nur wenig regelmässig (meist Eindringen vieler Spermatozoen), es gelang auch nicht, die Larven aufzuziehen. Es liegt demnach keine innere Nöthigung vor, vorauszusetzen, dass bei soweit voneinander stehenden Thieren, wie Echinodermen und Amphibien die Bedingungen des Gelingens der Bastardbefruchtung dieselben sind.

Aber auch die Protocolle unserer Versuche widersprechen direkt der Hertwig'schen Annahme, als ob in den Fällen, wo bei uns die Bastardbefruchtung gelang, eine Abschwächung der Eier stattgefunden hätte. Es waren die ersten überhaupt brünstigen Weibchen von R. a., mit denen ich meine erfolgreichsten Versuche anstellte; unter den getödteten Thieren waren immer einige, die ich weglegen musste, weil noch nicht einmal alle Eier in den Uterus übergetreten waren; die Thiere wurden ganz frisch verwendet, von einer geschwächten Lebensenergie der Eier konnte also keine Rede sein. Umgekehrt haben Pflüger und ich bei verschiedenen Arten erfahren, dass, sowie die Eier etwas älter waren, die Bastardirungsfähigkeit rasch abnahm, während Eier und Samen sich bei regulärer Befruchtung als noch vollkommen wirksam erwiesen. Die besten Resultate gab mir die Bastardirung B. v. ♂ B. c. ♀; ich habe dieselbe, da mir mit den brünstigen B. c. ♀ fast immer auch brünstige Männchen von B. v. gebracht wurden, von ganz anderen Interessen geleitet im vorigen Jahre von Beginn der lang ausgedehnten Brunstperiode der B. c. an bis zu ihrem Ende immer und immer wieder ausgeführt, stets mit demselben Resultat, bis auf die allerletzten Versuche, in denen die Eier von B. c. offenbar schon gelitten hatten, da sie sowohl auf den Samen der eignen Art, wie auf den von B. v. mit unregelmässiger Furchung reagirten. Ebensowenig passt die Hertwig'sche Annahme auf die meisten Versuche Pflüger's. Die Gebrüder Hertwig wollen

Digitized by Google

durch eine erneute Untersuchung feststellen, dass man „bei den Amphibien, gradeso wie bei den Echinodermen, am leichtesten Bastarde ziehen kann, wenn man geschwächte Eier mit recht lebenskräftigem Samen einer andern Art vermischt.“ Die Resultate solcher Versuche, die ich, wenn ich Zeit finde, auch anstellen will, sind natürlich abzuwarten, unsere bisherigen Erfahrungen sprechen nicht dafür, dass sie von Erfolg gekrönt sein werden. Namentlich glaube ich nicht, dass etwa Bastardirungen wie R. a. ♂ R. f. ♀, die sonst regelmässig versagen, darnach positive Resultate ergeben werden; ich bin mit **Pflüger** der Ueberzeugung, dass hier das Hemmniss ein sekundäres ist, in der Wirkung der eigenthümlich gebauten Hüllen zu suchen ist. Bei den Seeigeleiern sind die Verhältnisse eben hierin, wie in den übrigen Dingen ganz andere.

4) In der vorliegenden Arbeit ist durch methodische Versuche der Satz meiner ersten Mittheilung im Einzelnen genauer ausgeführt, der lautete, dass der Erfolg der Bastardirung zwischen R. f. ♂ R. a. ♀ in merkwürdiger Weise von der Concentration des Samens abhängig sei. Unverdünnter milchweiser Samenblaseninhalt von R. f. ♂ auf der Höhe der Brunst auf nicht zu viele Eier von R. a. direkt entleert, zerstört dieselben bald nach Ablauf der ersten Stunde unter starken äusseren Veränderungen (die Eier werden rauh und fleckig), ohne dass es überhaupt zur Furchung kommt. Ist der Samenblaseninhalt etwas weniger concentrirt — etwa nur grauweiss und nicht milchweiss — so furchen sich zwar die meisten Eier, aber höchst unregelmässig und multipel, in so „wüster“ Weise, um einen Ausdruck **Pflüger's** zu gebrauchen, dass ich die Erscheinung mit der Bezeichnung „Barockfurchung“ belegte. Ist die Samenflüssigkeit noch schwächer, wendet man verdünnten Hodensaft an, so erscheinen die Eier schwach unregelmässig gefurcht, eine Anzahl aber auch regelmässig gefurcht.

Die Procentzahl der regelmässig gefurchten nimmt mit der Verdünnung der Samenflüssigkeit stetig zu, zugleich wächst aber auch die Zahl derer, die ganz unverändert bleiben, also ganz unbefruchtet sind. Bei einer Verdünnung, bei der der Samen der eignen Art auf die Eier noch vollkommen wirksam ist, versagt der fremde Samen vollständig. Dieser letztere Satz gilt nicht nur für die Bastardirung R. f. ♂ R. a. ♀, sondern auch für die meisten andern in dieser Arbeit beschriebenen Formen der Kreuzung; — ich muss

Digitized by Google

aber bedauern, dass ich in einigen besonders wichtigen Fällen, z. B. B. v. ♂ B. c. ♀, bei der immer einfache und regelmässige Furchung auftritt, keine systematischen Verdünnungsversuche angestellt habe, um zu eruiren, ob der Samen von B. v., der auf die Eier von B. c. concentrirt ebenso wirkt, wie der der eignen Art, auch bei derselben Verdünnung noch wirksam ist, wie der von B. c. Dass die Resultate der verschiedenen Verdünnungen nicht ganz streng geschieden sind, dass man bei der Einwirkung concentrirten Samens auch einzelne regelmässig gefurchte, bei verdünntem auch einzelne sehr unregelmässig und multipel getheilte Eier antrifft, ist oben genugsam betont.

Zur Erklärung der soeben kurz skizzirten, je nach der Concentration des Samens merkwürdig verschiedenen Effekte der Kreuzung von R. f. ♂ R. a. ♀ hatte ich in meiner ersten Arbeit folgende Hypothese aufgestellt. Da bei einer Verdünnung, bei der die Samenflüssigkeit noch deutlich trübe ist, der Samen von R. f. auf Eier von R. a. nicht mehr wirkt, so ist anzunehmen, dass die Spermatozoen von R. f. beim Eindringen in die Gallerthüllen von R. a., die anders geformten Samenkörperchen angepasst sind, bedeutende Schwierigkeiten zu überwinden haben. Sinkt die Zahl der in die Gallerthülle eindringenden Spermatozoen unter ein bestimmtes, jedenfalls im Vergleich zu dem normalen Fall, wo bekanntlich selbst bei einer Verdünnung von der Grösse, dass nur 1—2 Spermatozoen auf jedes Ei kommen, noch Befruchtung erzielt wird, sehr hoch zu nennendes Maass, oder besitzen die Spermatozoen nicht mehr oder noch nicht ihre volle Lebensenergie (Abnahme der Brunst, Hodensaft), so gelingt es keiner mehr, die Hindernisse zu überwinden und die Befruchtung bleibt aus.

Ist der Samen aber hinlänglich concentrirt, so gelangen — lautete meine Annahme weiterhin — wie auch im normalen Falle zahlreiche Spermatozoen durch die Hüllen hindurch zum Ei. Während dasselbe aber bekanntlich auf die Annäherung des ersten Samenkörperchens mit eigenthümlichen Vorgängen reagirt, die den Zweck und Erfolg haben, alle nachfolgenden Spermatozoen am Eindringen zu verhindern, laufen bei der Bastardbefruchtung R. f. ♂ und R. a. ♀ auf den Reiz der fremden Spermatozoen diese Vorgänge so langsam und so unvollkommen ab, dass wie bei Fol's und Hertwig's geschwächten Seeigeleiern mehrere Spermatozoen in's Ei gelangen und dann einen raschen unregel-

mässigen Zerfall desselben in ungleiche Theilprodukte hervorrufen. Je concentrirter der Samen, desto grösser die Zahl der auf einmal eindringenden Spermatozoen.

Der Schlusssatz dieser Hypothese war der direkten Prüfung zugänglich, es kam darauf an, zu untersuchen, ob die betreffenden Eier in der That zahlreiche Spermatozoen, resp. aus diesen hervorgegangene Spermakerne, enthielten. Der grösste Theil der voranstehenden Darstellung ist diesem Nachweise gewidmet; — derselbe ist, kann ich wohl sagen, in sehr vollkommner Weise gelungen. Man darf wohl schliessen, dass nach Bestätigung des Schlusssatzes auch die Prämissen, aus denen ich zu demselben gelangt bin, einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit gewonnen haben. Die direkte Untersuchung der mit concentrirtem milchweissem Samen von R. f. begossenen Eier von R. a. lehrte, dass in dieselben in der That ganze Schwärme von Spermatozoen eingebrochen sind. Es ergab sich dabei, dass die Eintrittsstellen nicht über die ganze Oberfläche des Eies gleichmässig ausgebreitet sind. Einmal sind dieselben auf den pigmentirten Theil der Eioberfläche beschränkt, zweitens sind es meist einzelne, ganz circumscripte Stellen, an denen die Spermatozoen zu Hunderten zusammen eingedrungen sind. Diese Beobachtung lässt sich mit der oben gegebenen Erklärung ganz gut vereinigen. Die Schwierigkeiten für die Spermatozoen sind vielleicht nicht an allen Stellen der Gallerthüllen gleich gross. An den günstigen Stellen gelangen bei der starken Concentration der Samenflüssigkeit die Spermatozoen in grosser Zahl allmählich zur Eioberfläche und dringen an dieser Stelle, da das Ei schlecht reagirt, zusammen ein. Ein allmähliches Eindringen der Spermatozoen ergiebt sich aus den in der speciellen Darstellung enthaltenen Zeit- und anderen Angaben; — erst $1^1/_2$—2 Stunden nach der Befruchtung fand sich die grösste Zahl von Spermakernen unter fast gleichen Umständen in den Eiern und gleichzeitig auch die tiefsten Veränderungen derselben.[1])

---

1) Es sei hier eingeschaltet, dass ich den Controlversuch, Eier von R. f. mit concentrirtem milchweissen Samenblaseninhalt der zugehörigen Männchen zu übergiessen, öfter ausgeführt habe; wie zu erwarten stand, furchten sich diese Eier ebenso einfach und regelmässig, als wenn der Samenblaseninhalt stark verdünnt gewesen wäre.


Digitized by Google

Diese zu Hunderten und Tausenden in das Ei eindringenden Spermatozoen zerstören aber das Ei. Sie rufen zunächst dieselben Erscheinungen hervor, wie sie sich beim Eindringen der einen Spermatozoe im regulären Falle abspielen. Sie sammeln das schwarze Rindenpigment um sich, um dasselbe beim weiteren Vordringen im Ei zu Pigmentstrassen auszuziehen. Da aber für die an einer Stelle eingedrungenen zahlreichen Spermatozoen das an derselben befindliche Pigment nicht genügt, so ziehen sie dasselbe aus weitem Umkreis an sich, wodurch dann — vergl. Fig. 20 — ganze Strecken des dunklen Feldes der Eioberfläche um die Einbruchsstelle herum an Pigment verarmen oder desselben ganz verlustig gehen. An dieser selbst sammelt sich das Pigment in dicken Klumpen, aus denen dann die weiter vordringenden Spermakerne in die sich inzwischen wenigstens der grössere Theil der Spermatozoen verwandelt hat, lange, ganz unregelmässige und verzweigte Pigmentstrassen hinter sich her ausziehen. Die eingedrungenen Spermatozoen wandeln sich, wo sie nicht zu dicht sitzen, in ganz charakteristische Spermakerne um, wo aber dies der Fall ist, gelingt dies nicht allen und man kann an den betreffenden Präparaten alle Uebergänge von Formen, die noch deutlich das Aussehen des Kopfes der Spermatozoen von R. f. zeigen, zu voll entwickelten Kernen beobachten. Es scheint also, dass die Spermatozoen immer eines gewissen Dotterkrumkreises zur vollen Ausbildung bedürfen.

Die Ansammlung des Pigmentes, das Ausziehen der zahlreichen Pigmentstränge, die Umbildung der zahlreichen Spermakerne, alle diese Vorgänge an den Einbruchsstellen zerstören hier, wie es der Augenschein lehrt, den Zusammenhalt der festen Dotterrinde, durch die Lücken der gespannten Pigmentrinde dringt der halbflüssige Dotter des Innern mit mehr oder weniger Körnern und Pigment heraus, breitet sich unter der gespannten Hülle über die Nachbarschaft hin aus und trägt seinerseits dazu bei, den Eiern eine gescheckte, rauhe Oberfläche zu verleihen, aus der die dicken Pigmentklumpen als tief schwarze Flecke und Striche hervortreten. Es ist wohl ohne Weiteres verständlich, dass so tief veränderte Eier keiner Furchung fähig sind, sondern rasch zu Grunde gehen. — Ist die Zahl der eingedrungenen Spermatozoen, bei etwas dünnerer Samenflüssigkeit, etwas geringer, so sind zwar die äusseren und inneren Erscheinungen am Ei dem Wesen nach dieselben, der

Digitized by Google

Intensität nach aber entsprechend geringer; das Ei bleibt leben, nach Ablauf der normalen Furchungszeit tritt eine grössere oder geringere Zahl, namentlich aber die isolirten, tiefer in's Ei eingedrungenen Spermakerne in Karyokinese und darauf erfolgt um diese Kerne ein simultaner, multipler, ungleicher Zerfall des Dotters, den ich, um einen kurzen Namen zu haben, als „Barockfurchung“ bezeichnet habe. Dabei treten die gleichzeitig im Ei vorhandenen und in den verschiedensten Tiefen gelegenen Kern-Attraktionscentra mit einander in merkwürdiger Weise in Concurrenz; dies hat zur Folge, dass gewöhnlich keine der vielen zugleich angelegten Furchen sogleich durch das Ei in der Richtung eines Meridianes durchschneidet, sondern dass dieselben bei tieferem Eindringen vielfach parallel der Eioberfläche abbiegen, sodass häufig kleine kernlose Parthien des Eies beinahe oder ganz vollständig abgeschnürt werden. Bei solchen Eiern schreitet die Furchung mehr oder weniger weit vorwärts, dann gehen sie aber unfehlbar zu Grunde.

Endlich lässt sich auch meist bei den schwächer unregelmässigen Eiern, die mit abnehmender Concentration der benützten Samenflüssigkeit immer häufiger werden, das Eindringen mehrerer, wenn auch nur weniger Spermatozoen nachweisen; ja selbst bei bastardirten Eiern (R. f. ♂ R. a. ♀), die nur eine Pigmentstrasse mit dem sich conjugirenden Kernpaare am Ende zeigten, fand sich im Verlauf der Pigmentstrasse noch ein dritter — überflüssiger — Kern; ich glaube, daraus erklärt sich, dass auch diejenigen Eier, welche sich bei der Bastardirung R. f. ♂ R. a. ♀ zuerst einfach regelmässig und dann ganz normal weiter furchen, nicht alle zur vollen Entwicklung gelangen. Ich betrachte also das Vorhandensein von mehr als einem Spermakern im Ei als einen Umstand, der in den meisten Fällen die Entwicklung eines normalen Wesens auf das Schwerste bedroht. Auf Ausnahmen werde ich unten noch zurückkommen. Der direkte Nachweis, dass in den Eiern, welche sich regelmässig einfach furchen und regulär weiter entwickeln, bei der Bastardirung R. f. ♂ R. a. ♀ nur ein Spermakern vorhanden ist, ist schwer zu führen, gewinnt aber durch Analogie die allerhöchste Wahrscheinlichkeit.

Die weitere Untersuchung anderer Bastardirungsformen hat nämlich gelehrt, dass in den Fällen, wie B. v. ♂ B. c. ♀, wo alle

Digitized by Google

Eier sich regelmässig einfach furchen, stets nur eine Pigmentstrasse mit fast immer nur einem Spermakern (selten mit zwei) im Ei gefunden wird, dass dagegen in denjenigen Fällen, wo unregelmässige und mehrfache Furchung, wenn auch nicht Barockfurchung, auftritt, auch mehrere Pigmentstrassen mit mehreren Spermakernen, wenn auch nicht so viele, wie bei R. f. ♂ R. a. ♀, angetroffen werden. Die Schilderung, die Pflüger von der Furchung bei der Bastardirung Triton alp. oder taen. ♂ R. f. ♀ entwirft, ist den Erscheinungen bei der Bastardirung R. f. ♂ R. a. ♀ so ähnlich, dass es, vorbehaltlich des direkten Nachweises, wohl erlaubt ist, den Satz als höchst wahrscheinlich hinzustellen, dass alle gröberen Unregelmässigkeiten, die bei der Kreuzung der Amphibien auftreten, auf Polyspermie beruhen, dass dagegen in den Fällen, wo regelmässige und einfache Furchung und regelmässige Weiterentwicklung — wenn auch nicht bis zum Ende — beobachtet wird, immer nur eine Spermatozoe, wie bei normaler Befruchtung, eingedrungen ist.

Damit stimmen, soviel ich sehen kann, auch die Erfahrungen der Gebr. Hertwig bei den Echinodermen überein, die wie es scheint, in allen Fällen, wo unregelmässige Furchung auftrat, auch Polyspermie beobachtet haben. Ob jedweder Spermakern, welcher Furchung veranlasst, sich vorher mit einem Theile des weiblichen Vorkerns verbunden hat — in Analogie der bekannten Fol'schen Beobachtungen — bleibt unentschieden.

Einer besonderen Besprechung bedürfen die Fälle, wo zwei sich überkreuzende, mehr oder weniger regelmässige Furchen gleichzeitig auftreten; — ich habe diese Erscheinung namentlich bei der Kreuzung B. v. ♂ B. c. ♀ häufig beobachtet und glaube sie mit der Wahrnehmung in Zusammenhang bringen zu dürfen, dass bei derselben Kreuzung nicht selten drei Kerne im hellen Hofe der einzig vorhandenen Pigmentstrasse zusammen gefunden werden, von denen demnach zwei als zusammen eingedrungene Spermakerne aufzufassen wären. Wenn diese beiden Beobachtungen in der That zusammengehören, wenn zwei sich überkreuzende Furchen dann gleichzeitig auftreten, wenn zwei Spermakerne vorhanden sind, und zu der Ausbildung eines einzelnen Individuums — bei den Amphibien sicher — nur eine Spermatozoe, nicht mehr und nicht weniger, gehört, so würde die besprochene Erscheinung den Anfang einer Art von Doppelbildung darstellen. Ich habe aus diesem Gesichtspunkte der besprochenen Erscheinung viel Mühe und Zeit geopfert, die betreffende Bastardirung sehr häufig vorgenommen, die doppelt gefurchten Eier ausgelesen und ihre Aufzucht mit grösster Sorgfalt versucht. Das Resultat war, wie oben erwähnt, immer dasselbe; — die Eier furchten sich ganz regel-

Digitized by Google

mässig ab und gingen dann zu Grunde, während die einfach gefurchten aus denselben Versuchen ohne weiteres den Rusconi'schen After bildeten und sich fortentwickelten. Der Nachweis, dass die Kreuzfurchung der Anfang einer Art von Doppelbildung sei, ist also misslungen. Nun muss aber die Entwicklung von Doppelbildungen bei den Amphibien, worauf ich an anderen Orten hingewiesen habe, mit ganz besonderen Schwierigkeiten verknüpft sein, denn solche sind im Vergleich zu den anderen Wirbelthierklassen bei diesen extrem selten. Wenn man mit dieser Thatsache die oben geschilderten Versuchsresultate zusammenhält, so kommt man zu dem Schluss, dass vielleicht nicht die zu präsumirende Art der Befruchtung — Eindringen zweier Spermatozoen — bei den Amphibien besonders schwierig und selten ist, sondern dass die Schwierigkeiten in den Entwicklungsverhältnissen der Eier selbst begründet sind. Diese Schwierigkeiten steigern sich natürlich noch viel mehr, wenn Eier und Spermatozoen heterogenen Ursprungs sind. — Es war mir interessant, auf eine diesbezügliche Anfrage bei Prof. Salensky in Odessa die freundliche Antwort zu erhalten, dass er unter den vielen Tausenden von Eiern von Accipenser ruthenus, die er unter den Händen gehabt hat, auch nicht einer Doppelbildung begegnet ist. Es steht dies im scharfen Gegensatze zu der bekannten Erfahrung, dass bei den Knochenfischen Doppelbildungen überaus häufig sind. Nun sind die Eier der Störe denen der Amphibien bekanntlich in vielen Beziehungen sehr ähnlich und von denen der Knochenfische sehr verschieden; es würde demnach vielleicht der Grund der Seltenheit der Doppelbildung, bei Stören sowohl wie bei Amphibien, in dem bei beiden Formen sehr ähnlichen Aufbau der Eier zu suchen sein.

Alle Amphibieneier, in die bei der Bastardirung mehr wie eine Spermatozoe eindringt, gehen nach unregelmässiger Furchung vor Ausbildung des Ruskoni'schen Afters zu Grunde. Wir begegnen hier schon der Erscheinung, dass ein Ei, dessen Entwicklung aus inneren Gründen, die hier in der irregulären Furchung zu suchen sind, zum Stillstand kommt, zu Grunde geht; wir werden gleich eine noch viel auffälligere Bestätigung dieses Satzes sehen. — Viele bastardirte Eier entwickeln die erste Furche einfach und, wie die folgenden Furchen, regelmässig. Bei einer Anzahl derselben (B. v. ♂ B. c. ♀) ist direkt nachgewiesen, dass nur eine Spermatozoe eingedrungen ist, bei einer grossen Zahl anderer analoger Fälle (fast alle Eier bei R. a. ♂ R. e. ♀ und R. e. ♂ R. a. ♀, oft bei R. f. ♂ B. c. ♀ und bei vielen einzelnen Eiern anderer Bastardirungsformen) ist dies als sicher anzunehmen.

Diese Eier besitzen also nach dem Vorausgeschickten die Fähigkeit, wie ein normal befruchtetes Ei, alle auf die erste folgenden Spermatozoen von sich ab-

Digitized by Google

zuwehren. Trotzdem tritt bei vielen derselben nach ganz regelmässiger Durchfurchung vor dem Auftreten des Ruskoni'schen Afters Stillstand der Entwicklung und bald darauf Tod ein — (so bei allen Eiern der Kreuzungen R. a. ♂ R. e. ♀, R. e. ♂ R. a. ♀ und in den Pflüger'schen Versuchen bei R. f. ♂ B. c. ♀ u. s. w.). Ich kann hier einfügen, dass ich einige Schnittserien von regelmässig durchgefurchten Eiern R. a. ♂ R. e. ♀ angefertigt und untersucht habe und an den meisten keine wesentlichen Abweichungen von der Norm entdecken konnte. Bei anderen Bastardirungen bringen es einzelne regelmässig gefurchte Eier noch weiter, entwickeln einen Embryo, der dann früher oder später abstirbt. Manche dieser Embryonen zeigen vor dem Tode deutliche Krankheitserscheinungen (Wassersucht u. dgl.), andere aber nicht. — Man muss also annehmen, dass in diesen Fällen die divergirenden, durch Ei und Sperma repräsentirten Entwicklungstendenzen, welche in einem solchen Ei wirken, von einem bestimmten Stadium an sich nicht mehr organisch vereinigen lassen, sodass dadurch eine Hemmung der Weiterentwicklung herbeigeführt wird. Sowie aber die Weiterentwicklung unmöglich ist, stirbt auch das Ei ab. Lebensfähigkeit und Fähigkeit zur Fortentwicklung scheinen also bei den Amphibienembryonen während des Eilebens unlöslich verknüpft zu sein, das Leben besteht hier eben in der Fortentwicklung, sowie die letztere unmöglich wird, besitzt der Embryo keine Fähigkeit der Selbsterhaltung, wie ein erwachsener Organismus; er geht zu Grunde. — Selbstverständlich gilt dieser Satz eben nur für die Amphibienembryonen während des Eilebens, andere Embryonen besitzen bekanntlich die Fähigkeit, auf irgend einem Entwicklungsstadium unverändert längere Zeit auszuharren, im allerhöchsten Maasse.

Es haben sich also drei verschiedene Arten des Verhaltens bei den bisher beschriebenen Arten der Bastardirung zwischen den einheimischen Anuren herausgestellt.

1) Bei gewissen Formen (z. B. R. a. ♂ R. f. ♀, R. a. und R. e. ♂ B. c. ♀, Bo. i. R. e. reciprok, P. f. ♂ R. a. ♀ u. s. w.) erfolgt niemals Befruchtung; die Spermatozoen sind also entweder nicht im Stande, die Hüllen der betreffenden Eier zu durchdringen, oder vermögen nicht, in den Dotter derselben gelangt, sich in Spermakerne zu verwandeln und weitere Veränderungen in dem-

Digitized by Google

selben herbeizuführen. Ebenso verhalten sich eine kleinere oder grössere Zahl der Eier bei anderen Bastardirungen, bei denen sich ein Theil der Eier furcht — z. B. ein grosser Procentsatz bei R. f. ♂ R. a. ♀, wenn die Samenflüssigkeit verdünnt ist.

2) Bei einer zweiten Gruppe von Bastardirungen durchsetzen die Spermatozoen die Hüllen mit Erfolg, nur eine Spermatozoe dringt in das Ei ein, und conjugirt sich unter denselben Erscheinungen wie normal mit dem weiblichen Vorkern. Darauf furcht sich das Ei einfach und regelmässig und schreitet entweder, wie bei B. v. ♂ B. c. ♀ in der Entwicklung bis zum Schluss fort oder stirbt vor Ausbildung des Ruskoni'schen Afters ab. (R. e. R. a. reciprok, R. f. ♂ B. c. ♀ bei Pflüger's Versuchen.)

3) Bei der letzten Gruppe durchsetzen die Spermatozoen die Hüllen ebenfalls mit Erfolg, die Eier sind aber nicht im Stande, wie im regulären Falle, alle Spermatozoen ausser der ersten vom Eindringen abzuhalten, dieselben dringen mehrfach, mitunter in kolossalen Schwärmen, ein und bilden zahlreiche Spermakerne, darauf folgt multiple und unregelmässige Furchung und bald darauf der Tod des Eies, z. B. meist bei B. c. ♂ B. v. ♀, P. f. ♂ R. e. ♀ u. s. w.; bei R. f. ♂ R. a. ♀; wenn der Samen sehr concentrirt ist, sterben die Eier durch die Folgen der Polyspermie sogar oft schon vor der Furchung ab.

Für die No. 1 ist nun zwischen folgenden drei Möglichkeiten zu entscheiden: sind es die Hüllen, welche die Spermatozoen nicht zu durchsetzen vermögen? oder können dieselben, auch wenn sie durch die Hüllen bis zum Dotter gelangt sind, nicht in den Dotter eindringen? oder endlich vermögen sie, wenn sie im Dotter stecken, sich nicht in Spermakerne umzuwandeln und in der gewöhnlichen Weise auf das Ei zu wirken? Ich glaube, wie ich es auch früher gethan habe, mich unbedingt für die erste Möglichkeit entscheiden zu müssen.

Wenn sogar Tritonsamen an Eiern von R. f., wie Pflüger gezeigt hat, Furchung hervorzurufen vermag, so ist es höchst unwahrscheinlich, dass Samenkörper von Anuren, wie R. a. z. B., in Eiern von R. f., die einen so nahe verwandten Gattungsgenossen darstellt, sich nicht in Spermakerne umzuwandeln vermöchten, Wenn man ausserdem beobachtet, wie bei der Bastardirung R. f. ♂ R. a. ♀ die Zahl der unbefruchteten Eier mit der Verdünnung

Digitized by Google

des Samens immer mehr steigt, wie die Befruchtungsfähigkeit bei einem Verdünnungsgrade, der an den Eiern derselben Art noch ausnahmslos Furchung hervorruft, ganz aufhört, so drängt alles zu der Annahme, dass das Vordringen der Spermatozoen in den Hüllen Widerstand findet. Wenn dem nicht so wäre, wenn die Spermatozoen, auch nachdem sie die Hüllen passirt, in den Dotter einzelner Eier nicht einzudringen vermöchten, so ist nicht einzusehen, wie sich die Zahl dieser so beschaffenen Eier bei einer Verdünnung des Samens, bei der noch immer eine grosse Zahl Spermatozoen auf jedes Ei kommt, so erheblich steigen sollte.

Ich bin also überzeugt, dass in den Fällen[1], wo bei der Bastardirung zwischen den untersuchten Anurenarten die Befruchtung ausbleibt, der Grund hierfür darin zu suchen ist, dass die Spermatozoen nicht die einer anderen Form angepassten Hüllen der fremden Eiart zu durchdringen vermögen.

Pflüger ist zu derselben Anschauung gelangt, hat aber diese von mir nur allgemein formulirte Annahme, dass die Spermatozoen an den Eihüllen der fremden Art Widerstand finden, sehr scharfsinnig auf bestimmte Verhältnisse zurückgeführt. Er macht darauf aufmerksam, dass die Anurenarten, wie R. e. und R. a., die Spermatozoen mit dickem Kopfe besitzen, einmal unter einander reciproke Befruchtungsfähigkeit zeigen, dass ausserdem ihre Eier zwar von Spermatozoen anderer Arten, die spitze und dünne Köpfe besitzen, befruchtet werden, dass ihre eignen Spermatozoen aber auf die Eier von R. f. z. B., die spitze und dünne Samenkörper hat, nicht einwirken. Die Hülle jeder Anurenart wäre also der Dicke der zugehörigen Spermatozoen angepasst, sodass die Hüllen, welche dickeren Spermatozoen angepasst sind, auch die Spermatozoen anderer Arten, die gleich dick oder dünner sind, durchlassen, nicht aber umgekehrt.

Auch Pflüger ist nicht geneigt, das Grössenverhältniss der Spermatozoen als den einzig wirksamen Factor, von dem es abhängt, ob die Spermatozoen die Eihüllen zu durchdringen vermögen oder nicht, anzusehen. Er recurrirt auch auf Gestaltsverhältnisse, indem er z. B. von P. f. erwähnt, dass „dessen Spermatozoen einen sehr spitzen, dünnen und korkzieherartig gewundenen Kopf haben, sodass sie eine ausgezeichnete penetrirende Kraft besitzen werden.“ Ich möchte noch auf einen Umstand aufmerksam machen, der vielleicht von Wichtigkeit ist. Ich habe

Digitized by Google

nachgewiesen, dass im Allgemeinen die Wirksamkeit des Samens bei den Bastardirungen schon bei Verdünnungen aufhört, die bei normaler Befruchtung vollkommen wirksam sind, und dass bei R. f. ♂ R. a. ♀, wo sich diese Abnahme der Wirksamkeit durch Verdünnungsversuche ganz methodisch stufenweise nachweisen lässt, bei verminderter Concentration der Samenflüssigkeit auch immer weniger Spermatozoen in's Ei gelangen.

Bei gleichen Widerständen der Eihüllen —, die aber so sein müssen, dass sie nicht absolut unüberwindlich sind —, werden vielleicht concentrirtere Samenflüssigkeiten bessere Resultate geben, es werden aus denselben eher einzelne Spermatozoen bis in's Ei gelangen. Die Arten, welche die meisten Eier der anderen Arten befruchten, liefern aber zugleich entweder aus Samenblase und Samenleiter oder aus den Hoden besonders concentrirte Samenflüssigkeiten, z. B. R. f. und P. f.; auch bei den Bufones ist die Concentration der Samenflüssigkeit noch beträchtlich, während R. e., dessen Samen auf Eier von R. f., R. ag., P. c., B. v., Bo. i. sich ohne Einfluss erweist, fast immer zu einer Zeit benützt werden muss, wo die Hoden sehr arm an reifen Spermatozoen und die Samenleiter ganz leer sind; ebenso ist von R. a. wenig Samenflüssigkeit zu gewinnen.

In wie weit dieser Einfluss der Concentration neben vielen anderen, wie Dicke der Spermatozoen, Gestalt derselben, Brunstperiode u. s. w. von Wirkung ist, wird sich erst ersehen lassen, wenn wir über ein reicheres Material gebieten, als bisher vorliegt.

Dass bei Amphibieneiern keine Mikropyle vorhanden ist, wie Pflüger annimmt, ist wohl jetzt als erwiesen anzusehen (vergl. meine Arbeit V und Roux, Beiträge zur Entwicklungsmechanik No. 3). Die Erklärung, welche Pflüger II p. 579 für die Erscheinung, welche ich als multiple, unregelmässige, simultane Fragmentirung bezeichnet habe, aufzustellen geneigt scheint, erledigt sich nach den in dieser Arbeit niedergelegten Untersuchungen von selbst. Es kleben zwar mitunter in der That Spermatozoen an der Oberfläche der bastardirten Eier (namentlich R. f. ♂ R. a. ♀ concentrirter Samen) an, zahllose aber dringen ein, wandeln sich mehr oder minder in Spermakerne um und verursachen in der oben genauer geschilderten Weise die Bildung vieler unregelmässiger Furchen und Abschnürung einzelner Oberflächenstücke am Ei.

Digitized by Google

5) Sehr schwierig ist die Frage, ob in den Fällen, wo auf künstliche Bastardirung regelmässige Entwicklung bis zum fertigen Thiere eintritt, auch im Freien erfolgreiche Vermischung vorkommt, resp. vorkommen kann. Es ist aber nach dem hier und in meiner ersten Arbeit Gesagten bisher nur eine Form der Kreuzung, bei der diese Frage Besprechung erheischt, nämlich B. v. ♂ B. c. ♀, bei allen übrigen entwickelt sich bei künstlicher Befruchtung kein lebensfähiger Bastard oder nur unter ganz besonderen, in der Natur unwahrscheinlichen Umständen, wie bei R. f. ♂ R. a. ♀. — B. v. und B. c. kommen aber in derselben Gegend vor, fast regelmässig erhält man brünstige B. v. ♂, die reife B. c. ♀ umfasst halten. Bei künstlicher Bastardirung entwickeln sich fast alle Eier regelmässig bis zur fertigen Kröte. Ist — so muss die erste Frage lauten — die natürliche Befruchtung derselben fruchtbar? Wenn diese Frage sich mit „Ja" beantworten lässt, so darf man auch erwarten, dass sich in der freien Natur Bastardkröten B. v. ♂ B. c. ♀ ausbilden; — dass dieselben sich erhalten, dass die Bastarde fortpflanzungsfähig sind, ist freilich nach unseren bisherigen Erfahrungen kaum anzunehmen. Es ist nun nicht so leicht, auf die oben gestellte Frage durch exacte Versuche Antwort zu erhalten. Ich habe nur einen vorwurfsfreien Versuch angestellt am 20/4./85, — aber mit negativem Erfolg. Ich verfuhr folgendermassen: Das brünstige Männchen von B. v., sowie das reife Weibchen von B. c. wurden mehrere Male in 1procentiger Salzsäure gewaschen und dann mit reinem Leitungswasser abgespült, dann kamen sie in ein mit frischem Leitungswasser gefülltes Glas, dessen Wände vorher einige Male mit concentrirter Salzsäure begossen und das dann mit viel reinem Leitungswasser ausgespült war. Die Thiere fassten sich am folgenden Tage und das Weibchen fing an abzulaichen.

Ich unterbrach den Vorgang, tödtete nach ausgiebiger Desinfection das ♀ und befruchtete nach Beobachtung aller Vorsichtsmassregeln einen Theil des Restes der im Uterus enthaltenen Eischnüre 1) mit Samenflüssigkeit von 2 ♂ von B. v., darunter das, welches die natürliche Bastardirung vollzogen hatte; 2) mit Samenflüssigkeit von B. c. und legte 3) einen Theil in reines Wasser. 1) und 2) furchten sich grösstentheils, doch blieb in beiden Fällen ein Theil der Eischnüre ohne Furchen; die Eier derselben sahen schon bei der Herausnahme fleckig und verdorben aus.

Digitized by Google

Von den natürlich bastardirten Eiern furchte sich so wenig eins, wie von den in reines Wasser geworfenen. — Da aber auch unter diesen beiden Theilen ganze Strecken gleich bei der Entleerung verdorben erschienen, so ist auf den negativen Erfolg dieses einen Versuches der natürlichen Bastardirung wenig zu geben.

Schluss.

Die ganze Organisation einer Art ist den Lebensbedingungen derselben stets so fein und innig angepasst, dass eine plötzliche Abänderung der Organisation, wie sie durch die Bastardirung mit näher oder entfernter verwandten Formen herbeigeführt werden könnte, als meist nicht zweckmässig zur Erhaltung der Art in dem Kampfe um das Dasein erscheint. Wir finden deshalb, dass fast in allen Fällen, in denen in der Natur die Gefahr einer Kreuzung nahe liegt, die Befruchtung entweder durch besondere Verhältnisse am Ei oder am Samen (in dem von uns behandelten Gebiet Form der Samenkörper, Beschaffenheit der Eihüllen) ganz vereitelt wird, oder, wenn doch eine solche eintritt, wenn die Samenkörper an das Ei heran gelangen, dass dann im Ei nicht die richtigen Vorgänge, welche auf Abschluss aller Samenkörper mit Ausnahme eines einzigen zielen, ausgelöst werden, sodass durch das Uebermass der Befruchtung selbst — wie es sich am glänzendsten bei der von uns ausgeführten Kreuzung R. f. ♂ R. a. ♀, concentrirter Samenblaseninhalt, gezeigt hat — durch die Polyspermie, der zeitige Untergang der bastardirten Eier herbeigeführt wird. In anderen Fällen, in denen auch der complicirte Vorgang der Befruchtung selbst ganz normal abläuft, sterben die bastardirten Eier doch ab, wie es scheint, nur weil sich die verschiedenartigen, im Samenkörper und im Ei enthaltenen Entwicklungstendenzen nicht vereinigen lassen.

In den meisten Fällen aber, wo nicht nur die Befruchtung, sondern auch die Entwicklung regulär abläuft, sichert die Natur die integre Erhaltung der Artcharaktere sehr einfach und wirksam dadurch, dass die Bastarde unfruchtbar werden; — ob dies freilich bei den von uns gezogenen Amphibienbastarden der Fall ist, bleibt noch nachzuweisen. Dass auch Fruchtbarkeit der Bastarde echter Arten beobachtet ist und dass die Bastardirung zwischen verschiedenen Racen innerhalb einer Art sogar ein sehr wirksames

Digitized by Google

Mittel zur Erzeugung neuer Formen, die dann freilich immer erst durch Einwirkung von Seiten des Menschen oder anderer Umstände rein fortgezüchtet werden müssen, darstellt, darf ich als bekannt voraussetzen. — So wenig belangreich für den Haushalt der Natur die Bastardirung demgemäss erscheint, so interessant ist sie als Objekt der Forschung. Einmal liefert die Pathologie der Zeugung, welche bei derselben so vielfach zu beobachten ist, ein bemerkenswerthes und wichtiges Correlat zu den Vorgängen der normalen Befruchtung; weiterhin stellen aber die Fälle, in denen die Befruchtung und Entwicklung bei der Kreuzung normal verlaufen, die Möglichkeit in Aussicht, die Einwirkungen des männlichen und weiblichen Befruchtungselementes, die durch Vergleich mit der Entwicklung normal befruchteter Eier beider concurrirender Arten zu eruiren sind, in der Ausbildung der verschiedenen Gewebe und Organe des Thierkörpers mit Erfolg zu studiren. — Bei Gelegenheit meiner Untersuchungen über die Wirkung der Schwere auf das Froschei (V) wurde ich zu dem Satze geführt, dass die specifischen Vererbungsstrukturen, welche die Art und individuelle Charakteren der Erzeuger auf den erzeugten Organismus übertragen, in dem männlichen und weiblichen Vorkern, resp. in dem aus diesen Gebilden unter den Erscheinungen der Karyokinese hervorgegangenen Furchungskern und nicht im Eiprotoplasma enthalten sein müssen, dass also die Vererbung an Kerngebilde gebunden ist. Es ist bemerkenswerth, dass ganz unabhängig von mir und von anderen Gesichtspunkten und Daten ausgehend, um dieselbe Zeit eine ganze Reihe von Forschern zu denselben oder ganz ähnlichen Sätzen gelangt sind, wie Strasburger, Roux, O. Hertwig, Kölliker u. s. w. Ich hebe dabei hervor, was, als ich meine Arbeit über den Einfluss der Schwere auf das Froschei (V) machte, meinem Gedächtniss entschwunden war, dass bereits im Jahre 1880 Herr Prof. Hasse in der zweiten Auflage seiner Schrift (Morphologie und Heilkunde p. 12 Anm.) mit aller Schärfe den Satz, dass die Vererbung an den männlichen und weiblichen Kern geknüpft ist, aufgestellt hat.[1])

---

1) O. Hertwig wird wohl inzwischen aus meiner ausführlichen Arbeit über den Einfluss der Schwere auf das Froschei (V) ersehen haben, dass ich die Anschauung über das Wesen der Vererbung, die er selbst vertritt, in ziemlich analoger Weise gerade auf meine Versuchsresultate mit der Schwere

Digitized by Google

Bei der erfolgreichen Bastardirung überträgt also der aus einer Spermatozoe hervorgehende männliche Vorkern auf den erzeugten Organismus eine grössere oder geringere Reihe väterlicher Merkmale unter Verdrängung oder Verdeckung der Eigenschaften der mütterlichen Art. Dass die Art der Mischung der Charaktere bei verschiedenen Individuen, die durch dieselbe Kreuzung erzeugt sind, eine sehr ungleiche ist, habe ich oben schon auseinandergesetzt. Es wird Aufgabe künftiger Untersuchungen sein, festzustellen, ob die Mischung sich auf alle, oder nur eine beschränkte Anzahl Organe erstreckt, ob diese Organe immer dieselben sind oder nicht, wann die Folgen der Kreuzung in der Entwicklung für uns wahrnehmbar werden, und was dergl. Fragen mehr sind. Wie ebenfalls schon auseinander gesetzt, liefert die fast immer erfolgreiche Kreuzung B. v. ♂ B. c. ♀ eine ausgezeichnete Gelegenheit für derartige Untersuchungen.

Tafelerklärung.

In mehreren Figuren wiederkehrende Bezeichnungen.

oS = obere, dunkle } Seite des Eies.
uS = untere, helle }

P = Pigmentrinde. — P^1 = verdünnte Stelle derselben. — *aP* = von Pigment ganz entblösste Stelle der Rinde.

Ps = Pigmentstrang, der von der Pigmentrinde aus sich mit dem Spermakern in's Eiinnere zieht.

S = Spermatozoen, resp. Bildungen, die noch deutlich als Köpfe dieser charakterisirt sind.

---

gestützt, mir selbständig entwickelt habe. In seiner Arbeit „das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung" (Jenaische Zeitschrift. Bd. XVIII. N. F. XI. p. 307 u. 308) hat er mich gewissermassen als abschreckendes Beispiel für die His'schen Anschauungen über örtliche Austheilung der Organisation im Ei hingestellt; ich habe aber in den incriminirten Stellen am Schlusse meiner vorläufigen Mittheilung nur auf das Problem hingewiesen, ohne im Speciellen dazu Stellung zu nehmen. Wie die Frage im Einzelnen zu behandeln ist, lehren die Auseinandersetzungen von College Roux in seinen Beiträgen zur Entwicklungsmechanik. Zeitschrift für Biologie. Bd. XXI. N. F. III.

Digitized by Google

Sk = Spermakerne. — *Sk*¹ = dieselben in Mitose (Karyokinese) begriffen. — *Sk*² = Spermakerne, die noch nicht vollständig ausgebildet sind; dieselben erscheinen kleiner, eckiger, stärker tingirt.

Hk = Kernhof.

D = Durchbruchsstelle der Dotterrinde.

E = Extraovat, aus *D* ausgeflossene Dottermassen.

F = Furche. — *Fa* = Furchungsabschnitt. — *Fa*¹ = kernloser, vollständig abgeschnürter Furchungsabschnitt.

Tafel X.

Fig. 1—5 stellen Eier von R. a. dar, die mit concentrirtem, meist milchweissen Samenblaseninhalt von R. f. übergossen waren; es ist bei allen die obere, dunkle Seite abgebildet. Die Eier, nach denen Fig. 1—4 angefertigt sind, waren in einem mit Alkoholdämpfen gefüllten, durch eine Glasplatte verschlossenen Raum so aufgestellt, dass die Oberfläche derselben während der Anfertigung des Bildes sich gerade trocken erhielt, ohne dass dieselben weiter austrocknen konnten. Bei dieser Behandlung tritt das Oberflächenrelief mit äusserster Schärfe hervor, während die Färbungsunterschiede etwas weniger deutlich sind, als wenn man die Eier bei gutem Lichte unter Spiritus beobachtet. Doch sind die Farben bei Fig. 1—4 möglichst getreu nachgeahmt. Das Ei, nachdem Fig. 5 gezeichnet wurde, lag während dessen in Alkohol. Die Vergrösserung schwankt zwischen 8—10mal.

Fig. 1. Stark verändertes Ei $1^1/_2$ Stunden nach der Befruchtung. Mehr als die Hälfte des dunklen Feldes erscheint äusserst rauh und fleckig, und zwar noch viel stärker als dies die Figur wiedergiebt; in der linken Hälfte, wie auch freilich nur unvollkommen angedeutet, ausgedehnte, schleierartige, graue Strecken, die, wie man unter Spiritus sieht, von Netzwerken tief schwarzer Linien durchzogen sind. Der kleinere glatte Theil des Eies ist durch eine scharfe, beinahe furchenartige Grenze abgesetzt.

Fig. 2. Ei aus demselben Haufen, wie das vorige, aber 3 Stunden 11 Minuten nach der Befruchtung, also zu einer Zeit, wo sonst die ersten Furchen ausgebildet sind. Furchung ist ganz ausgeblieben. Die grössere Hälfte des dunklen Feldes erscheint höchst missfarbig, rauh und fleckig, die mehr glatten Theile des Eies scharf abgesetzt; ausserdem zieht sich vom hellen Felde aus ein breiter, scharf weisser Streif hinauf, in dem die Pigmentrinde ganz verschwunden ist; derselbe wird rechts oben in der Figur sichtbar.

Fig. 3. Etwas mehr wie 3 Stunden nach der Befruchtung; mässig ausgeprägte Barockfurchung. Die Grenze zwischen hellem und dunklem Felde (in der Figur nicht sichtbar) unregelmässig; eine aufgehellte Stelle ist in der Figur nicht sichtbar, sie befand sich rechts von der ziemlich deutlich hervortretenden Hauptfurche; an der linken oberen

Digitized by Google

Seite der Figur zieht sich von dem einen Ende der Hauptfurche aus ein ganzer Kranz verschieden grosser Furchungspolygone herum, der (in der Figur nicht mehr sichtbar) bis zur Grenze von hell und dunkel herabreicht; — auf der entgegengesetzten Seite des Eies ein ähnlicher, aber kleinerer und unvollkommnerer Zug.

Fig. 4. 2 Stunden 50 Minuten nach der Befruchtung; stark ausgeprägte Barockfurchung. Grenze von hell und dunkel (hier nicht sichtbar) ganz unregelmässig. Das dunkle Feld fleckiger, als man in der Figur wahrnehmen kann. Winklig geknickte, tiefe Hauptfurche, von der ein fast über das ganze dunkle Feld verbreitetes Netzwerk unregelmässiger, bald tiefer, bald seichter Furchen ausstrahlt, welche Polygone der verschiedensten Grösse, bis zu warzenähnlichen Protuberanzen herab, umschliessen.

Fig. 5. Ei aus demselben Haufen wie 3; — stark ausgeprägte Barockfurchung; Furchen und Furchenanfänge an der einen Hälfte des dunklen Feldes dichter als an der anderen, Polygone der verschiedensten Grösse, starke Depression einzelner Abschnitte, helle Flecken in der Nähe des oberen Poles.

Fig. 6—8 sind ungefähr 7 mal vergrössert.

Fig. 6. Seitenansicht eines Stückes des Schwanzes nahe der Wurzel von einer Larve von B. v., deren Gesammtlänge 22 mm betrug und welche stummelförmige Hinterextremitäten besass.

Fig. 7. Ebenso von einer Bastardlarve B. v. ♂ B. c. ♀ — ungefähr ebenso lang wie die Larve von B. v., aber mit längeren Hinterextremitäten.

Fig. 8. Ebenso von einer Larve von B. c., deren Gesammtlänge $23^1/_2$ mm betrug und deren Hinterextremitäten sehr lang und deutlich gegliedert erschienen.

Fig. 9. Bauchseite derselben Larve von B. v. wie in Fig. 6; — viermal vergrössert.

Fig. 10. Bauchseite derselben Bastardlarve — B. v. ♂ B. c. ♀ — wie in Fig. 7; — viermal vergrössert.

Fig. 11. Bauchseite derselben Larven von B. c. wie in Fig. 8; — viermal vergrössert. Die Thiere erschienen an dem Tage, an dem sie gezeichnet wurden, besonders dunkel.

Alle hier abgebildeten Larven Fig. 6—11 waren für die Zwecke des Zeichnens in Tabakinfus gelähmt.

Fig. 12. Oberflächenprojection der oberen Hälfte eines mässig unregelmässigen Eies aus der Bastardirung R. f. ♂ R. a. ♀ nach einer Schnittserie von 92 Schnitten, die in meridionaler Richtung durch das Ei gelegt waren; über die Herstellung derselben siehe im Text p. 226; die Figur ist eine Spur mehr als $^1/_8$ der Originalprojection. Das Ei war 3 Stunden nach der Befruchtung, die mit Hodensaft geschehen war, getödtet.

Digitized by Google

In die Projection sind mit ausgezogenen Linien einmal die Furchen eingezeichnet; man bemerkt eine deutliche, vielfach geknickte Hauptfurche und drei verschieden lange Seitenäste. — Die Kernhöfe sind als helle, von Punktirung umgebene Räume angegeben, die Kerne als schwarze Punkte, die natürlich meist stark verkürzten Pigmentstränge, die zu den Kernhöfen führen, als dunkle, zugespitzte Linien; die breitere Basis derselben bezeichnet die Stelle, wo sie der Eiperipherie ansitzen. Man zählt 5 unter 7 Kernhöfen, die einen besonderen Pigmentstrang mit Leichtigkeit erkennen liessen; die Abhängigkeit der Furchen von der Lage der Kernhöfe ist in die Augen fallend; die Gesammtzahl der gezeichneten Kerne ist 17; zu einer Zeit, wo dieselbe in einem normal befruchteten Ei höchstens 4 betragen hätte!

Tafel XI.

Fig. 15 ist ein Schnitt durch ein Ei aus der Bastardirung B. v. ♂ B. c. ♀; alle übrigen Bilder dieser Tafel stellen Schnitte oder Theile von solchen durch Eier von R. a. dar, welche mit dem concentrirten milchweissen Samenblaseninhalt von R. f. befruchtet waren.

Die Schnitte waren für die Figuren dieser wie der folgenden Tafel annähernd so geführt, dass dieselben durch den hellen und dunklen Pol (in meridionaler Richtung) durch das Ei gehen. Die grobe Körnung des weissen Dotters ist nicht wiedergegeben. Die Färbung des hellbraunen Dotters, der Pigmentstränge und der Pigmentrinde ist möglichst genau nachgeahmt; einigermassen giebt die Körnung des Papiers das feine Korn des braunen Dotters. Die Kernhöfe sind hell gelassen. Die Kerne und Spermatozoenreste sind, wie in den mit Carmin gut tingirten Präparaten, roth gefärbt. Die Nachahmung der verschiedenen Intensitäten der rothen Färbung ist nicht überall gelungen.

Fig. 13. $1^1/_2$ Stunden nach der Befruchtung, mittlerer Schnitt, 40 mal vergrössert. Das Ei sah uneben und rauh aus. Die zahlreichen Spermakerne erscheinen noch sehr wenig tief eingedrungen, die Pigmentstränge sehr kurz, die Dicke der Pigmentrinde ist aber schon sehr ungleich geworden, * artificielle Verletzung [1]).

Fig. 14. 1 Stunde 10 Minuten nach der Befruchtung, Ei aus demselben Haufen wie das von Fig. 13, aber äusserlich wenig verändert. Peripherer Schnitt; — daraus erklärt sich, dass trotz der kürzeren Zeit, die nach der Befruchtung verflossen ist, die Pigmentstränge viel länger erscheinen als in Fig. 13.

---

1) Es ist in dieser, wie in fast allen folgenden Figuren, immer nur ein kleiner Theil der zahlreichen Spermatozoen, Spermakerne, Pigmentstränge u. dergl. mit dem zugehörigen Buchstaben bezeichnet.

Digitized by Google

Fig. 15. Ei aus der Bastardirung B. v. ♂ B. c. ♀, 2 Stunden 5 Minuten nach der Befruchtung getödtet. Mittlerer Schnitt; die Pigmentstrasse war in dem abgebildeten Schnitte nicht in voller Länge erhalten, sie ist aus den benachbarten Schnitten ergänzt. 2 m + n = zwei männliche und ein weiblicher Vorkern dicht vor der Conjugation. In dem Präparate war noch etwas wie eine Andeutung eines vierten Kernchens neben den anderen drei zu sehen; — da ich aber darüber nicht in's Reine kommen konnte, habe ich es in der Figur nicht wiedergegeben. — Vergrösserung 55.

Fig. 16. Ganz ebenso wie Fig. 14 und von derselben Abstammung. Einige Kerne und Theile der langen Pigmentstrasse aus Nachbarschnitten eingetragen. — Vergrösserung 67.

Fig. 17. Aus demselben Eihaufen wie die Eier von Fig. 14 und 16, aber $2^1/_2$ Stunden nach der Befruchtung abgetödtet. Die Oberfläche des Eies erschien sehr rauh und fleckig. In der Figur ist eine Stelle des dunklen Feldes dargestellt, an der eine kolossale Menge Spermatozoen eingedrungen sind. Es hat sich an dieser Stelle ein grosser Klumpen Pigment, von dem nach allen Seiten Pigmentstränge ausgehen, angesammelt, zugleich aber ist ein Durchbruch (*D*) der Rinde erfolgt und ein grosses Extraovat (*E*) mit vielen Pigmenttheilen hat sich über die etwas eingesunkene unversehrte Pigmentrinde der Nachbarschaft (*P*) ausgebreitet. In der Mitte des Extraovats nahe der Durchbruchsstelle ein ganzes Bündel noch sehr deutlicher Spermatozoenköpfe (*S*). In dem Pigmentklumpen an der Einbruchsstelle ganze Wolken noch nicht vollkommen ausgebildeter Spermakerne Sk^2; einzelne vollständig ausgebildete Spermakerne *Sk* sind an längeren Pigmentsträngen tiefer eingedrungen. — Vergrösserung 200.

Fig. 18. Aus demselben Eihaufen wie das vorige, aber $1^1/_2$ Stunden nach der Befruchtung. Die Oberfläche des Eies erschien im höchsten Maasse missfarbig, fleckig und rauh. Theil eines mittleren Schnittes. Extraovat (*E*) von der Durchbruchsstelle, welche in einem benachbarten Schnitte liegt, aus über die unverletzte Dotterrinde (*P*) hin verbreitet. — Vergrösserung 90.

Fig. 19. Ebensolches Ei wie das von Fig. 17. Uebersichtsbild des Durchbruchs der Dotterrinde an der Eintrittsstelle, zahlreiche Spermatozoen — die meisten Spermakerne liegen in den Nachbarschnitten. Die Durchbruchsstelle erstreckt sich über den Raum zwischen den Fusspunkten der beiden Striche, die von *D* ausgehen. Ein mächtiges Extraovat hat sich über die etwas eingesunkene aber unverletzte Dotterrinde der Nachbarschaft ausgebreitet. Die Rinde bei P^1 neben den Pigmentklumpen, der an der Eintrittsstelle der Spermatozoen liegt, — unter dem Extraovat — an Pigment verarmt. — Vergrösserung 67.

Digitized by Google

Fig. 20. Aus derselben Schnittserie wie Fig. 18. Zwischen zwei Einbruchsstellen von Spermatozoen, von denen die grössere ein Extraovat zeigt, ist die Rinde des dunklen Feldes unverletzt, aber ganz von Pigment entblösst (*aP*). Die Hauptzahl der Kerne liegt in den benachbarten Schnitten. — Vergrösserung 54.

Tafel XII.

Alle Figuren mit Ausnahme von 26 und 27 nach Schnitten durch Eier von R. a., die mit concentrirtem Samenblaseninhalt von R. f. befruchtet waren. Die Zeit, die bei dem Abtödten der Eier nach der Befruchtung vergangen war, entspricht der Zeit bis zum Eintritt der ersten oder ersten beiden Furchen bei normaler Befruchtung ($2^3/_4$—$3^1/_4$ Stunden).

Fig. 21. 2 Stunden 50 Minuten nach der Befruchtung; mittlerer Schnitt; allererste Andeutungen von Furchung. Colossal reiche Nester von Spermakernen dicht unter der Eioberfläche, die vereinzelten Spermakerne sind tiefer in das Ei eingedrungen. — Vergrösserung 56.

Fig. 22. 3 Stunden 20 Minuten nach der Befruchtung. Nach der von dem Ei vor dem Schneiden abgenommenen Skizze fand sich auf dem dunklen Felde ein reiches Furchennetz, das sehr verschieden grosse, häufig sechseckige Polygone einschloss (Barockfurchung). Der abgebildete mittlere Schnitt zeigt natürlich nur eine geringe Zahl der vorhandenen Furchen und Furchungsabschnitte. Zwei Kerne mitotisch verändert. Einige Kerne aus benachbarten Schnitten in die leeren Kernhöfe dieses Schnittes eingezeichnet. — Vergrösserung 56.

Fig. 23. Aehnlich barock gefurchtes Ei von demselben Alter wie das vorige. Einige Furchungsabschnitte (Fa^1), die, ringsum abgeschnürt, keine Kerne besitzen. Drei mitotisch veränderte Kerne Sk^1. An dem einen (dem obersten) sieht man deutlich die achromatischen Fäden der Kernspindel. — Vergrösserung 90.

Fig. 24. Ei von demselben Alter wie das von Fig. 22. Vor dem Schneiden skizzirt. Dreiästige Hauptfurche, von der aber eine Anzahl Seitenzweige ausgehen, die sich hier und da zur Umgrenzung von Polygonen verbinden. Eine Furche (*F*) schneidet schon in's helle Feld ein. In dem abgebildeten grossen Furchungsabschnitte ist die ganze eine Seite des Eies von einem ausgedehnten Pigmentklumpen eingenommen, in dessen Rande zahllose, meist noch nicht vollkommen ausgebildete Spermakerne (Sk^2) sitzen. An einem längeren Pigmentstreifen ein kleineres Häufchen vollkommen ausgebildeter Spermakerne; ganz isolirt ein mitotisch veränderter Kern (Sk^1). — Vergrösserung 90.

Fig. 25. Aus derselben Schnittserie wie 24; Mitose bei starker Vergrösserung.

Fig. 26. Ei aus der Bastardirung R. f. ♂ B. c. ♀ in der ersten, etwas unregelmässigen Furchung; ungefärbter Schnitt. In dem einen Furchungs-

Digitized by Google

abschnitt zwei gesonderte Pigmentstränge (*Ps*), von denen der eine unverzweigte zu einem, der andere verzweigte zu sechs Kernhöfen führt (von diesen sind einige aus den Nachbarschnitten ergänzt). — Vergrösserung 56.

Fig. 27. Durchgefurchtes Ei B. c. ♂ B. v. ♀, 24 Stunden nach der Befruchtung. — Vergrösserung 56. — Näheres im Text.

Verzeichniss der in der voranstehenden Arbeit häufig citirten Aufsätze.

I. E. Pflüger, Die Bastarderzeugung bei den Batrachiern. Pflüger's Archiv. Bd. XXIX. Bonn 1882.

II. Untersuchungen über Bastardirung der anuren Batrachier und die Principien der Zeugung. Pflüger's Archiv. Bd. XXXII. Bonn 1883.

1. Theil. Experimente über Bastardirung der anuren Batrachier von E. Pflüger und William J. Smith.
2. Theil. Zusammenstellung der Ergebnisse und Erörterung der Principien der Zeugung von E. Pflüger.

III. G. Born, Beiträge zur Bastardirung zwischen den einheimischen Anurenarten. Pflüger's Archiv. Bd. XXXII. Bonn 1883.

IV. — Ueber die inneren Vorgänge bei der Bastardbefruchtung der Froscheier. Vortrag vor der med. Sect. d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur 25./7. 84. — Breslauer ärztliche Zeitschrift No. 16. 1884.

V. — Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. — Biolog. Untersuchungen. I. — Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXIV.

VI. O. und R. Hertwig, Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung. — Untersuch. über Morphologie und Physiologie der Zelle. Heft 4. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XIX. N. F. XII. 85.

VII. A. de l'Isle, De l'Hybridation chez les Amphibies. — Annales des Sciences naturelles. V. Série. Zoologie. Tome XVII. 1873.

Digitized by Google

Ein Beitrag zur mikroskopischen Anatomie der Nebennieren bei Säugethieren.

Von

Dr. med. **A. Dostoiewsky**
aus St. Petersburg.

Hierzu Tafel XIII.

Seit längerer Zeit mit Untersuchungen des Baues derjenigen Gebilde beschäftigt, die man gegenwärtig zu den Blutgefässdrüsen zählt, will ich im nachstehenden die Ergebnisse meiner zweijährigen Untersuchungen über die Nebennieren darstellen. Ein Theil dieser Untersuchungen wurde im histologischen Laboratorium zu St. Petersburg ausgeführt, ein anderer Theil im Berliner anatomischen Institut im Laufe des Jahres 1885.

Macht man einen Schnitt aus der Nebenniere irgend eines Thieres, so nimmt man schon mit blossem Auge wahr, dass das Organ aus zwei verschiedenen Substanzen zusammengesetzt ist — einer centralen und einer peripheren — oder mit anderen Worten, aus einer Rinden- und einer Marksubstanz. Die erstere umgiebt in Gestalt eines dicken weissen oder gelblichen Ringes von allen Seiten die röthliche Marksubstanz. Die gegenseitige Lage dieser beiden Theile ist nicht immer die nämliche. In manchen Fällen sieht man auf Querschnitten, dass die Grenze zwischen der Rinden- und der Marksubstanz parallel mit der äusseren Oberfläche des Organs verläuft, dass mithin im Allgemeinen die Form der Marksubstanz die Form der ganzen Drüse wiederholt; in anderen Fällen erscheint die Grenze zwischen Rinden- und Marksubstanz in Gestalt einer gebrochenen Linie mit verschiedenen Biegungen nach der einen und der anderen Seite hin: zuweilen dringt die Marksubstanz mit einem Fortsatz dicht bis an die Kapsel heran, andererseits sieht man oft Bezirke von Rindensubstanz inmitten der Marksubstanz.

Digitized by Google

Die Rindensubstanz.

In Bezug auf die Struktur der Rindensubstanz existiren zwei vollkommen entgegengesetzte Ansichten. Ecker[2][3]), der die Nebennieren für wahre Drüsen hält, behauptet, dass sie alle Merkmale und Eigenthümlichkeiten besitzen, die nach den damaligen Anschauungen den wahren Drüsen zukommen sollten. Die drüsigen Elemente, welche aus Kernen und Zellen bestehen und in einer feinkörnigen Zwischensubstanz eingebettet sind, werden von einer besonderen Membrana propria eingeschlossen und somit ist die ganze Rindensubstanz von einem Complex länglicher Schläuche gebildet, die einander parallel gelagert sind und senkrecht von der Kapsel zur Marksubstanz hinziehen. Mit Hilfe von Kali und von Ammoniak konnte er sich jedoch überzeugen, dass das Bild der langen Schläuche auf einer genauen Auseinanderlagerung zahlreicher kleinerer, zumeist ovalen Bläschen beruht. Demnach ist nach der Ansicht Ecker's der wesentliche Bestandtheil der Rindensubstanz ein Bläschen mit strukturloser Hülle und einem Inhalt. Einer ganz anderen Ansicht huldigt Kölliker[4]). Nach seiner Meinung besteht der grösste Theil der Rindensubstanz nicht aus Drüsenbläschen. Die letzteren kommen nur selten in den innersten Partien der Rindensubstanz vor, an der Grenze derselben mit der Marksubstanz. Der grösste Theil der Rindensubstanz besteht aus Parenchymelementen, die frei in einem bindegewebigen Stroma liegen und nicht von einer Membrana propria umschlossen sind. Die Autoren, welche später über den Bau der Rindensubstanz schrieben, schlossen sich im Grossen und Ganzen entweder Ecker an, wie z. B. Frey, Hassal, Gerlach[5]), Luschka[6]), Leydig[7]), Grandry[8]) u. A., oder an Kölliker, wie z. B. Arnold[9]), Moers[10]), Brunn[11]) u. A. Die Forscher der letztern Kategorie erkennen zwar im Allgemeinen an, dass die Rindensubstanz aus Bindegewebe mit darin eingelagerten Parenchymelementen zusammengesetzt sei, stimmen aber sowohl in Bezug auf den Bau als auch auf die Anordnung der genannten Theile mit einander nicht überein. Nach der Ansicht von Kölliker ist die ganze Rindensubstanz einförmig gebaut: in Bindegewebemaschen verschiedener Grösse liegt je eine Anzahl Zellen. Moers und Joesten[12]) beschrieben in der Rindensubstanz zwei Schichten: in den äusseren Partien bildet das Bindegewebe grosse runde Maschen

Digitized by Google

und in den inneren zieht dasselbe senkrecht unter Bildung länglicher Fächer. Arnold unterscheidet drei Schichten: eine Zona glomerulosa, eine Zona fasciculata und eine Zona reticularis. Diese Eintheilung wird durch die Anordnung der gröberen Bindegewebsbalken bedingt, ausserdem ist die ganze Rindensubstanz nach Arnold von einem feinsten Reticulum durchsetzt. Eberth[13]) beschreibt mit Moers beim Rinde ein feinstes Netzwerk nur in den inneren Partien der Rindensubstanz. von Brunn unterscheidet ebenfalls drei Schichten, aber er fand ein Reticulum nur in den zwei inneren Schichten Arnold's. Indem Rauber[14]) die Nebennieren bei einer Reihe von Thieren sowie beim Menschen untersuchte, gelangte er zu dem Schlusse, dass in der Rindensubstanz das zum Theil faserige, zum Theil lamellöse Bindegewebe, von der Kapsel des Organs ausgehend, allseitig geschlossene Räume bildet. Unmittelbar an der Kapsel sind diese Räume ziemlich gross, rundlich, weiter in der Richtung nach innen verlängern sie sich und werden gegen die Mitte der Rindensubstanz so klein, dass in ihnen nur je eine Zelle zu liegen kommt. Gottschau[15]) theilt mit Arnold die Rindensubstanz in drei Schichten, aber er nimmt als Grundlage dieser Eintheilung nicht die Art und Weise der Anordnung des Bindegewebes an, sondern die Eigenschaften der Parenchymzellen, d. h. ihre Grösse, Form und chemischen Charakter. In der Mitte zwischen den Ansichten, als deren Vertreter einerseits Ecker und andererseits Kölliker erschienen, steht die Ansicht von Henle[16]). In allen seinen Arbeiten spricht er sich in dem Sinne aus, dass die Zellen entweder frei im Bindegewebsstroma liegen oder in Schläuchen angeordnet seien. Dieser Umstand hängt von der Form und den Bestandtheilen der Zellen ab, unter welchen Henle in den äussersten Gliedern zwei Arten von Zellen unterscheidet, die unter sich durch Zwischenformen verbunden sind. Zellen mit hellem Protoplasma liegen frei, Zellen mit fettigem Inhalt sind in Drüsenschläuche eingeschlossen. Ein feinstes Reticulum stellt Henle vollkommen in Abrede und hält dasselbe für ein Kunstprodukt, hervorgebracht durch Behandlung des Organs mit Chromsäure.

Ich untersuchte die Nebennieren — abgesehen vom Menschen — beim Rinde, beim Kalbe, beim Pferde, beim Schafe, beim Schweine, beim Hunde, bei der Katze, beim Kaninchen, beim Meerschweinchen und bei der Ratte. Die Drüsen wurden sowohl erwachsenen

Digitized by Google

als jungen Thieren entnommen, in verschiedenen Stadien der Verdauung, in verschiedenen Jahreszeiten, sowohl trächtigen Weibchen, als nicht trächtigen. Selbst bei oberflächlicher Untersuchung des Baues der Nebennieren kann man sich überzeugen, dass sie sich nicht bei allen Thieren auf einen Typus zurückführen lassen. Wir wollen mit der Beschreibung der Rindensubstanz beim Rinde, beim Schweine und beim Pferde, die in ihrem Bau Vieles gemein haben, beginnen.

Die Kapsel der Nebennieren ist mit dem Parenchym derselben fest verwachsen und lässt sich nicht auf grössere Strecken frei ablösen. Dieser Zusammenhang wird durch ein System ziemlich dicker Bindegewebsbalken vermittelt, die von der Kapsel ausgehen und in senkrechter Richtung nach dem Centrum des Organs sich begeben. Einige von diesen Balken und zwar die, welche die grossen Gefässe und die Nervenstämme führen, kommen bis an die Marksubstanz heran und dringen in dieselbe ein, andere dagegen, die minder dicken, treten in die Rindensubstanz auf eine grössere oder geringere Entfernung ein und zerfallen in die sie zusammensetzenden Fasern. Studirt man den Bau des Stromas der Rindensubstanz bei den genannten Thieren, so kann man sich überzeugen, dass dasselbe in verschiedenen Abschnitten nicht gleich beschaffen ist. Von der Kapsel gehen ausser den erwähnten groben Bindegewebsbalken kleinere Fortsätze ab, die das Aussehen von Lamellen oder Fasern haben und an der Kapsel Fächer oder Räume verschiedener Grösse bilden. Beim Pferde besitzen dieselben eine längliche Gestalt und sind rechtwinklig zur Kapsel angeordnet; beim Rinde, beim Schweine und beim Schafe erscheinen sie länglich, oval oder rund. Aehnliche Bindegewebsfortsätze gehen auch von den groben Balken ab und bilden um dieselben herum ähnliche Räume wie dicht an der Kapsel. Mithin ist diese weitmaschige Bindegewebsschicht an der inneren Seite der ganzen Kapsel angeordnet, steigt gemeinsam mit den Balken in's Innere der Rindensubstanz herab und umgiebt die letzteren allseitig in Gestalt einer Scheide. Indem die Balken, wie bereits erwähnt, verschieden tief in die Rindensubstanz eindringen, werden sie auch auf dieselbe Entfernung von der Schicht weitmaschigen Bindegewebes begleitet. Wie wir später zeigen werden, sind in diesen weiten Maschen Parenchymelemente gelagert, die sich von den übrigen Zellen der Rindensubstanz unterscheiden. Auf diese Weise

Digitized by Google

kann man beim Pferde und beim Rinde nicht selten an der Grenze gegen die Marksubstanz und mitunter auch in der letzteren selbst auf Bezirke stossen, die ganz ähnlich beschaffen sind, d. h. ein ganz ähnliches Stroma und Parenchymelement haben wie unmittelbar an der Kapsel. Demnach besizt diese weitmaschige Bindegewebsschicht auf Verticalschnitten das Aussehen von Arcaden, wobei als äussere Grenzen oder Seiten die Balken erscheinen und an der Peripherie — die Kapsel.

Nachdem die Bindegewebsbündel die weitmaschige Schicht gebildet haben, zerfallen sie in feinste Fäserchen, die sich in verschiedener Weise unter einander vereinigen, um ein feinstes Reticulum herzustellen. Die Mehrzahl der Bündel verläuft vor ihrem definitiven Zerfall in senkrechter Richtung und in der Richtung nach der Marksubstanz. In den innersten Partien der Rindensubstanz betheiligen sich an der Bildung des Reticulum auch manche von den dicken Balken. Dies geschieht in der Weise, dass ein Balken an einer gewissen Stelle plötzlich in eine Menge feinster Fasern zerfällt. In anderen Fällen geht die Zerfaserung allmählich vor sich. Zuweilen sieht man, dass ein Balken bald nach seinem Abgang von der Kapsel sich gabelförmig theilt, eine Gruppe von Zellen umfasst, sich wiederum vereinigt und erst dann, nachdem eine gewisse Strecke zurückgelegt ist, definitiv zerfällt. Anlangend den Bau dieses Stroma, so sind die dicken Balken ganz ähnlich beschaffen wie die Kapsel. Das Bindegewebe, welches die weitmaschige Schicht bildet, hat die Gestalt von Lamellen resp. Fasern mit darin gelegenen Bindegewebszellen; die Fasern, welche das Netzwerk zusammensetzen, sind ausserordentlich dünn und homogen, so dass an Schichten, in welchen die Parenchymelemente in loco geblieben sind, dieses Netz sogar schwer zu sehen ist. Wenn man aber die Zellen mittelst eines Pinsels entfernt, so lässt sich dasselbe in ziemlich bedeutender Ausdehnung präpariren und man kann sich von seiner Existenz überzeugen. Die beigegebene Figur 1 stellt das feinste Netz aus der Rindensubstanz des Schweines dar. Stellenweise zeigen die Fasern Verdickungen, welche sich tief mit Hämatoxylin und mit Pikrocarmin färben: das sind Kerne von Bindegewebszellen. Oben wurde angeführt, dass Henle die Existenz eines Reticulum leugnet; nach seiner Meinung soll dasselbe ein Kunstprodukt sein, hervorgebracht durch Behandlung des Präparates mit Chromsäure und ihren Salzen. Allein ab-

Digitized by Google

gesehen davon, dass man sich von der Existenz eines Reticulum an in Alkohol gehärteten Präparaten zu überzeugen vermag, kann man dasselbe auch an Schnitten sehen aus dem gefrorenen, vollkommen frischen Organ. Ausserdem sprechen für die Existenz eines solchen Netzes die Kerne, welche sich mit Hämatoxylin und mit Pikocarmin färben.

Die Parenchymelemente, welche in dem soeben beschriebenen Stroma gelagert sind, lassen sich in zwei Sorten eintheilen. Die einen liegen unmittelbar an der Kapsel und um die dicken Bündel herum, d. h. in der weitmaschigen Schicht des Bindegewebes, die andern ordnen sich in der ganzen übrigen Partie der Rindensubstanz an. Diese beiden Sorten von Zellen sind scharf von einander unterschieden. In den langen, senkrecht zur Kapsel gelegenen Räumen der Rindensubstanz des Pferdes beobachtet man die besonders durch v. Brunn beschriebenen, länglichen, spindelförmigen Zellen mit länglichem Kern. Ihre Länge erreicht 0,04—0,05 mm. Sie ordnen sich senkrecht zu den Bindegewebsfasern an und liegen dicht beieinander. Zwischen zwei Balken befindet sich entweder eine Reihe von Zellen, wobei die letzteren mit ihren Enden die Balken beiderseits berühren, oder es befinden sich zwei Reihen von Zellen, wobei die schmalen Enden der Zellen der einen Reihe sich in die Zwischenräume zwischen den Zellen der anderen Reihe hineinschieben. Manchmal gehen solche Reihen von zwischen den Bindegewebsfasern angeordneten Zellen dicht unterhalb der Kapsel hufeisenförmig in einander über. Die Breite dieser Schicht beim Pferde oder mit anderen Worten die Länge der Fächer erreicht 0,5 mm. Beim Rinde und beim Schweine sind die Maschen der weitmaschigen Schicht kleiner als beim Pferde und besitzen in der Mehrzahl der Fälle eine runde oder ovale Gestalt. Angeordnet sind dieselben unterhalb der Kapsel in mehreren Reihen, so dass also diese zweite Schicht nahezu von derselben Breite ist wie beim Pferde. Die Zellen sind hier gleichfalls spindelförmig und cylindrisch, es kommen jedoch häufig runde und polygonale vor. Der Kern nimmt den grössten Theil der Zelle ein. Es finden sich mitunter ziemlich kleine Maschen vor, so dass man auf Schnitten 10—20 Zellen in denselben zu zählen vermag. Das Protoplasma der Zellen ist bei allen genannten Thieren feinkörnig und enthält keine Fettkörnchen. Genau solche Zellen liegen in den grossen Bindegewebsmaschen um die grossen Balken herum. Indem die Reihen

Digitized by Google

der spindelförmigen Zellen diese Balken von allen Seiten auskleiden, steigen sie beim Pferde und beim Rinde mitunter ziemlich tief herab und dringen auch in die Marksubstanz hinein. Das von J. Arnold beschriebene feinste Reticulum, welches diese grossen Bindegewebsmaschen durchsetzen sollte, existirt nicht. Einen Uebergang von Fortsätzen der Parenchymzellen in das umgebende Bindegewebe, wie es v. Brunn beschreibt, konnte ich ebenfalls nicht beobachten.

Gegen einen solchen Zusammenhang der Zellen mit dem Stroma spricht schon der Umstand, dass die Zellen sehr lose in den Maschen sitzen und leicht aus denselben herausfallen, so dass man selbst bei der allersorgfältigsten Herstellung des Präparats unter Umständen nur das bindegewebige Stroma zu Gesicht bekommt. Sehr häufig ist man in der Lage zu beobachten, dass die Zellen in den Fällen, wo sie erhalten sind, in der Mitte einer Masche liegen zu einem Häufchen angeordnet, und dass zwischen den letzteren und den Maschenwandungen ein freier Raum übrig bleibt.

In der gesammten übrigen Ausdehnung der Rindensubstanz ist die Form und Anordnung der Zellen gemäss der besonderen Beschaffenheit des Stroma vollkommen abweichend von dem soeben Beschriebenen. Hier sind namentlich bei allen Thieren die Zellen in langen Zügen oder Reihen angeordnet und liegen frei in den Maschen des oben beschriebenen engmaschigen Netzes. Diese Maschen sind so klein, dass in jeder von ihnen nur je eine, seltener mehrere Zellen liegen. Die Anordnung der Zellen in Reihen wird durch den oben beschriebenen Verlauf der dicken Bindegewebsbündel bedingt. In jedem Zuge befindet sich entweder eine Reihe von Zellen oder mehrere Reihen. Sie haben scharfe Contouren in Gestalt von feinen Säumen mit stellenweise darein eingebetteten Kernen. Dieser Umstand gab auch zu der Vermuthung Anlass, dass die Zellen in besondere Schläuche oder Bläschen eingeschlossen seien. Thatsächlich ist der unmittelbar einer Zellenreihe anliegende feine Saum ein Ausdruck der Wand von Capillaren, die zwischen den Zellenreihen in derselben Richtung mit diesen verlaufen.

Die Form und die chemischen Eigenschaften der Zellen dieses Abschnittes der Rindensubstanz sind sehr mannigfaltig bei verschiedenen Thieren sowohl als bei einzelnen Individuen. Beim

Digitized by Google

Rinde, beim Schweine und Schafe besitzen die Zellen in der Mehrzahl der Fälle eine polygonale Form. Sie sind viel grösser als die Zellen der peripheren Schicht. Sie werden in der Richtung zur Markssubstanz allmählich kleiner, obgleich nicht bedeutend. Beim Rinde erreichen einzelne Zellen unter Umständen eine sehr beträchtliche Grösse. Die Zellen enthalten runde, scharf cortourirte bläschenförmige Kerne mit deutlich sichtbaren Kernkörperchen. Manche Zellen enthalten je zwei Kerne. Das Protoplasma der Kerne ist homogen und führt für gewöhnlich bei den genannten Thieren weder Fettkörner noch irgend welche andere Körner. Beim Pferde haben mitunter die Zellen in ein und derselben Drüse eine verschiedene Struktur. Stellenweise ordnen sich dieselben in regelmässigen Reihen an, sind gut contourirt, enthalten einen Kern mit deutlich sichtbarem Kernkörperchen. Das Protoplasma ist feinkörnig. In anderen Fällen, mitunter in derselben Drüse und selbst neben den soeben beschriebenen Zellen, ordnen sich Complexe von Zellen an, die in regressiver Metamorphose begriffen zu sein scheinen; sie werden kleiner und in ihrem Protoplasma zeigen sich von allen Seiten Einkerbungen, so dass die Zellen eine sternförmige Gestalt annehmen. Eine geringe Menge Protoplasma bleibt nur um den Kern herum, die Zellen grenzen sich nicht deutlich von einander ab und scheinen mit ihren Fortsätzen zu verschmelzen, so dass die Rindensubstanz auf Schnitten dieser Stellen gleichsam ein feinstes Gespinnst darbietet. Bei der Beschreibung von sternförmigen Zellen mit Fortsätzen hatte v. Brunn wahrscheinlich diese Zellen im Auge. Entweder ist der Uebergang von den oben beschriebenen gut contourirten Zellen zu den zuletzt genannten ein allmählicher und durch Uebergangsformen vermittelt, oder beide Arten sind scharf von einander abgegrenzt, so dass neben gut contourirten Zellen geschrumpfte liegen.

Der oben dargestellte Bau des Stroma und der Parenchymelemente wird beim Pferde, Rinde, Schweine und Schafe beobachtet: hieran schliesst sich auch die Struktur der Rindensubstanz beim Hunde an. Am meisten nähert sie sich dem Bau in der Nebenniere des Pferdes. Bei den anderen Thieren ist das Stroma etwas abweichend beschaffen. So ist z. B. bei der Katze, beim Kaninchen, beim Meerschweinchen, bei der Ratte das Bindegewebe sehr schwach entwickelt und seine Vertheilung fast dieselbe in allen Theilen der Rindensubstanz. Namentlich lässt sich hier die sog.

Digitized by Google

weitmaschige Schicht beinahe gar nicht constatiren. Es gehen zarte Fasern in radiärer Richtung von der Kapsel aus nach innen, verbinden sich unter einander durch zahlreiche quer verlaufende Fasern und bilden ein Netz, in welchem eben die Parenchymelemente eingeschlossen sind. Andererseits beobachtet man beim erwachsenen Menschen eine besondere Entwicklung des Bindegewebes, dabei zieht dasselbe in einer grösseren Partie der Rindensubstanz in Gestalt dicker Bündel, die grosse Maschen entstehen lassen; der Zerfall in ein engmaschiges Netzwerk wird in den innersten Theilen der Rindensubstanz wahrgenommen. Die Zellen ordnen sich beim Kaninchen, bei der Ratte, bei der Katze und beim Meerschweinchen dem Bau des Stroma gemäss gleichförmig über die ganze Rindensubstanz in langen Reihen an, besitzen jedoch nicht in allen Theilen dieselbe Form und dieselben chemischen Eigenschaften. Dicht unterhalb der Kapsel sind sie von geringer Grösse, ihr Protoplasma ist homogen, und sie enthalten je einen grossen Kern. Die Form der Zellen ist meist eine polygonale. Beim Kaninchen kann man Fälle beobachten, wo zwischen zwei Balken eine Reihe von Zellen Platz findet, die dicht bei einander liegend eine cylindrische Gestalt aufweisen. Spindelförmige Zellen, wie man sie beim Pferde und beim Hunde sehen kann, sind hier nicht vorhanden. In der Richtung nach innen ändert sich die Form der Zellen und ihrer Eigenschaften: nach und nach nehmen sie an Umfang zu, und in ihrem Protoplasma erscheinen besondere Körner. Ihre bedeutendste Grösse haben die Zellen in der Mitte der Rindensubstanz. Nach der Marksubstanz zu werden sie viel kleiner.

Ein besonderes Interesse gewinnen diese Zellen in der Hinsicht, dass sie eigenthümliche Körner enthalten, deren alle Autoren gedenken. Die meisten Körner sind in den Zellen der Rindensubstanz bei der Katze, beim Kaninchen und beim Meerschweinchen vorhanden. An frischen Zupfpräparaten erscheinen dieselben in so enormer Menge, dass sie den Kern vollkommen verdecken. Sie fallen sehr leicht aus den Zellen heraus und schwimmen in der umgebenden Flüssigkeit umher. Die Mehrzahl der Autoren ist geneigt, diese Körner als Fettkörner anzusprechen, allein ihre fettige Natur wird schon von v. Brunn geleugnet. In der That geben sie keine Fettreactionen, werden beispielsweise durch Ueberosmiumsäure fast gar nicht gefärbt, lösen sich jedoch in Aether. Die Vertheilung der Körner ist entweder eine gleichmässige über

Digitized by Google

alle Zellen der Rindensubstanz, wie man dies beim Meerschweinchen und beim Kaninchen beobachten kann, oder, wie man es bei der Katze sieht, erfüllen solche Körner eine gewisse Anzahl von Zellen, ohne dass Uebergangsformen vorkommen, indem neben körnigen Zellen vollständig homogene liegen. Beim Einschluss von Schnitten aus der Rindensubstanz der genannten Thiere in Canadabalsam werden diese Körner unsichtbar infolge ihrer Lösung und Aufhellung im Balsam, und die Zelle bietet ein Fachwerk dar. Dieses Fachwerk oder Gitterwerk ist also nicht der Ausdruck der Struktur des Protoplasmas der Zellen und darf nicht mit dem Fachwerk der Knorpelzellen z. B. oder Leberzellen verglichen werden. Denn in den zuletzt genannten Zellen bilden Fäden thatsächlich einen Theil der Struktur des Protoplasmas, in den Zellen der Nebennieren dagegen ist, wie in den Zellen der Talgdrüsen, die fachwerkartige Anordnung des Protoplasmas selbst bedingt durch Einlagerung anders gearteter Körner, die sich nachträglich gelöst haben. Natürlich schliesst dies nicht die Möglichkeit aus, dass das Protoplasma selbst einerseits, wie man es heut zu Tage für jedes Protoplasma annimmt, aus Fäden und Interfilarmasse zusammengesetzt sei.

Fasst man alles, wie oben geschildert, wieder zusammen, so kann man zu folgenden Schlüssen gelangen: Die Rindensubstanz besteht aus einem Stroma mit in dasselbe eingebetteten Parenchymelementen. Nimmt man als Grundlage der Eintheilung, wie es J. Arnold thut, die Anordnung des Bindegewebes, so lässt sich die gesammte Rindensubstanz in zwei Abschnitte zerlegen — einen weitmaschigen und einen engmaschigen. Die in diesen Abschnitten eingebetteten Parenchymelemente sind ebenfalls scharf von einander unterschieden. Diese Abschnitte liegen bei vielen Thieren nicht in Schichten einer über dem anderen. Der Bau der innersten Partie der Rindensubstanz, die J. Arnold als Zona reticularis bezeichnet, ist nicht in dem Maasse vom Bau der mittleren Partie abweichend, dass die Aufstellung einer besonderen Schicht geboten wäre. Mithin ist die von J. Arnold vorgeschlagene Theilung der Rindensubstanz in drei über einanderliegende Schichten nicht für alle Thiere anwendbar.

Im inneren Drittel der Rindensubstanz kommen bei manchen Thieren eigenthümliche Bildungen vor, die ein besonderes Interesse verdienen. Es wurde oben angegeben, dass Kölliker in den

Digitized by Google

inneren Partien der Rindensubstanz von ihm sogenannte „Schläuche“ mit fettigem Inhalte fand. v. Brunn scheint ebenfalls ähnliche Bildungen gesehen zu haben. Henle fand, wie bereits oben erwähnt, „Schläuche“ mit Fettzellen in allen Abschnitten der Rindensubstanz. Von anderen Autoren weist Niemand auf ähnliche Gebilde hin. Rauber fasst solche Bilder als pathologische auf. Indessen sind diese Gebilde bei manchen Thieren unzweifelhaft vorhanden und befinden sich nicht bloss an der Grenze der Marksubstanz, sondern auch in verschiedenen Abschnitten derselben. Am häufigsten kann man sie von grossen Thieren beim Pferde und von kleineren beim Kaninchen und bei der Katze beobachten. Beim Pferde kommen in den inneren Partien ber Rindensubstanz sowohl einzelne mit Fetttröpfchen gefüllte Zellen vor, als auch ganze Complexe solcher Zellen, eingeschlossen in eine gemeinsame umhüllende Kapsel. In manchen dieser Kapseln, namentlich in denen, in welchen noch nicht viel Fett vorhanden ist, sind die Grenzen der Zellen sehr gut sichtbar; die Zellen selbst erscheinen im Vergleiche mit den übrigen Zellen dieses Abschnittes vergrössert und enthalten je einen kleinen, gewöhnlich seitlich liegenden Kern. In anderen Kapselräumen werden die Contouren der Zellen minder deutlich sichtbar; zuerst verschwinden dieselben im Centrum der Räume, dann auch an der Peripherie. In den weiteren Stadien der fettigen Infiltration sind die Zellen schon nicht mehr von einander abgegrenzt und fliessen zu einer grobkörnigen Fettmasse zusammen, in der mit Hämatoxylin sich färbende Kerne zerstreut liegen. Solche eingekapselte Zellengruppen in verschiedenen Stadien der fettigen Infiltration bilden beim Pferde eine Schicht an der Grenze zwischen Rinden- und Marksubstanz. Die Zellenhaufen sind von einer bindegewebigen Wandschicht begrenzt, eine sogenannte Membrana propria fehlt jedoch. Diese Schicht fetthaltiger Zellen ist an Präparaten aus Müller'scher Flüssigkeit schon mit blossem Auge als weisser Streifen sichtbar. Unter Umständen erreichen übrigens ähnliche Zellengruppen die Mitte der Rindensubstanz und dringen andererseits in die äusseren Abschnitte der Marksubstanz hinein. Beim Kaninchen zeigen dieselben eine geringere Grösse und liegen nicht so nahe aneinander, um eine Schicht bilden zu können. Sie liegen vielmehr zerstreut in der inneren Hälfte der Rindensubstanz und drängen sich mitunter in die Marksubstanz vor. Die fetthaltigen Zellen sind beim Kaninchen immer gut contourirt und fliessen niemals zu

Digitized by Google

einer einzigen Masse zusammen. Auf den ersten Blick erinnern die letzteren auffallend an die Talgdrüsen der Haut.

Fig. 3 und 4 stellen solche Zellengruppen aus den Nebennieren des Pferdes und des Kaninchens dar.

Die Marksubstanz.

Die Marksubstanz ist complicirter gebaut als die Rindensubstanz, und in Folge dessen kommen in den Schilderungen ihrer Struktur noch mehr Widersprüche vor. Die älteren Forscher beschrieben als Parenchym der Marksubstanz ein feinkörniges Plasma mit darin eingebetteten freien Kernen. Durch spätere Untersuchungen wurde festgestellt, dass die letzten Elemente der Marksubstanz genau wie die der Rindensubstanz Zellen sind. In den Beschreibungen ihrer Natur und Anordnung bestehen aber erhebliche Differenzen. Die einen wie Leydig, Luschka, Kölliker, beschreiben alle Zellen der Marksubstanz als identisch mit Nervenzellen. Andere, wie Joesten und Henle leugnen die nervöse Natur der genannten Zellen und behaupten, dass dieselben in besondere Bläschen oder Schläuche mit eigener Membran eingeschlossen seien. Die Mehrzahl der Autoren hebt aber hervor, dass die Marksubstanz aus einem bindegewebigen Stroma bestehe, das ein Netz bilde, in dessen Maschen eben die zelligen Elemente eingebettet seien. In der Beschreibung des bindegewebigen Stroma stimmen die Autoren mehr oder minder überein. Arnold und v. Brunn beschrieben ausser groben Maschen noch ein feinstes Reticulum, dessen Fasern jede Zelle für sich umgrenzen. Andere Forscher stellen die Existenz eines solchen Reticulum in Abrede. Manche nehmen an, dass die Differenz zwischen Mark- und Rindensubstanz unbedeutend sei. So behauptet z. B. Moers, die Rindensubstanz sowohl als die Marksubstanz werden aus gleichen Elementen zusammengesetzt, ihr Verhalten gegen Reagentien sei ebenfalls nahezu gleich. Das zuerst von Henle beobachtete Vermögen der Zellen der Marksubstanz, sich in Lösungen der Chromsäure und ihrer Salze zu färben wird von allen späteren Autoren bestätigt. Ausser Stroma und specifischen Zellen, die mit Nervenzellen nichts gemein haben und ihnen gar nicht ähnlich sind, enthält die Marksubstanz ein Netz von Nervenfasern, unzweifelhafte Nervenzellen, ein Netz eigenthümlicher Gefässe und schliesslich

Digitized by Google

mehr oder minder ausgedehnte Bezirke von Elementen, die Holm als zweifelhafte Nervenzellen bezeichnet hat.

Zunächst will ich das Stroma und die specifischen Zellen der Marksubstanz, d. h. diejenigen Zellen, welche in Lösungen der Chromsäure und ihren Salzen eine braune Farbe annehmen, beschreiben. Macht man einen Querschnitt durch die ganze Marksubstanz einer Nebenniere des Schafes, des Schweines oder des Rindes, so kann man im Centrum eines solchen Schnittes ein quer durchschnittenes grosses Gefäss — die v. centralis, welche das ganze Organ der Länge nach durchzieht und infolge dessen auf allen Querschnitten getroffen wird, wahrnehmen. Unter dem Mikroskop sieht man, dass in dieses Gefäss zahlreiche kleinere Gefässe münden, und dass von seiner Adventitia Bindegewebslamellen abgehen, die in radiärer Richtung nach der Rindensubstanz ziehen. Das Bindegewebe in der Nähe der v. centralis ist gut entwickelt und besteht aus ziemlich dicken mannichfaltig untereinander sich durchflechtenden Bündeln. In diesem Bindegewebe liegen einzeln die grossen Parenchymzellen. Die letzteren sind von einander isolirt, und den Hauptbestandtheil dieses Abschnittes der Marksubstanz, der unmittelbar an die v. centralis sich anschliesst, stellt das Bindegewebe dar. Mit der Entfernung von der v. centralis zerfällt das Bindegewebe in kleinere Bündel, die sich unter einander durchflechten und dadurch ein Netz mit Maschen verschiedener Form und Grösse bilden. Nach dem Centrum zu sind diese Maschen meist rund und enthalten je 2—5 Zellen. Weiter nach der Peripherie hin werden die Maschen immer grösser, ziehen sich in die Länge und haben auf Durchschnitten die Gestalt langer Schläuche. Mit der Vergrösserung der Maschen wächst auch die Zahl der in ihnen enthaltenen Zellen. Gleichzeitig wird, wie bereits erwähnt, das Bindegewebe immer zarter und ist in den peripheren Partien der Marksubstanz fast gar nicht zu sehen. Das Bild zeigt lange Reihen von Zellen, geschieden durch leere Räume, welche Durchschnitte von Gefässen repräsentiren. Anlangend die Form der Zellen, so ist dieselbe verschieden in verschiedenen Abschnitten der Marksubstanz. In den centralen Partien, wo die Zellen meist einzeln liegen, ist die Form derselben ausserordentlich mannigfaltig: rund, oval, polygonal u. s. w. Niemals sind jedoch an den Zellen Fortsätze wahrzunehmen, wie es v. Brunn angiebt. Das Protoplasma der Zellen erscheint hier

Digitized by Google

feinkörnig. Je weiter nach der Peripherie hin, um so mehr ordnen sich die Zellen in Reihen an, wobei auch ihre Gestalt sich ändert; sie liegen dicht bei einander, besitzen eine cylindrische Form und stehen senkrecht zu dem sie umgebenden Bindegewebe, so dass sie das Aussehen eines wirklichen Cylinderepithels erhalten. Studirt man diese Reihen genauer, so findet man, dass nicht alle Zellen gleich sind: zwischen den oben beschriebenen cylindrischen Zellen, die in Chromsäure und ihren Salzen eine braune Färbung annehmen, liegen runde oder ovale bläschenförmige Zellen mit je einem kleinen excentrisch angeordneten Kerne, die sich sehr schwach in Müller'scher Flüssigkeit färben. Mitunter ist die Gestalt solcher Zellen eine becherförmige und in diesem Falle gewinnen die Reihen cylindrischer Zellen mit stellenweise eingeschalteten hellen becherförmigen Zellen eine entfernte Aehnlichkeit mit dem Darmepithel mit seinen Becherzellen. Diese Zellen sind sehr vergänglicher Natur und gehen leicht zu Grunde: in solchem Falle sieht man auf Schnitten zwischen den cylindrischen Zellen scharf begrenzte leere Räume, deren Form der zu Grunde gegangenen Zelle entspricht. In den äusseren Theilen der Marksubstanz sind die bläschenförmigen Zellen wenig zahlreich; nach dem Centrum hin nehmen sie an Menge zu. Die beigegebene Figur 5 stellt eine Reihe cylindrischer Zellen mit den dazwischen eingeschalteten bläschenförmigen Zellen aus der Marksubstanz des Rindes dar. Die Reihen der beschriebenen Zellen doppelter Art ordnen sich sehr mannichfaltig an: sie ziehen entweder in radiärer Richtung oder parallel mit der Oberfläche des Organs, bilden Krümmungen u. s. w. Demnach sind die Bilder unschwer zu verstehen, die sich auf Schnitten aus dieser Stelle der Marksubstanz darbieten. Die Zellreihen schneiden sich in verschiedenen Richtungen: in longitudinaler, schräger, transversaler u. s. w. In jeder Bindegewebsmasche liegt entweder eine Reihe von Zellen, und in diesem Falle grenzt jede der letzteren mit ihren Enden beiderseits an Bindegewebe, oder es befinden sich in einer Masche zwei solche Reihen; in diesem Falle liegen die Kerne nicht im Centrum der Zellen, sondern in den der Mitte der betreffenden Maschen zugekehrten Enden, so dass auf Längsschnitten die Kerne in zwei Reihen der Axenlinie entlang angeordnet erscheinen.

Bemerkenswerth ist das Vermögen der Zellen der Marksubstanz in Lösungen der Chromsäure und ihrer Salze, braune Fär-

Digitized by Google

bung anzunehmen. Am besten kommt diese Färbung zu Stande, wenn man die Marksubstanz der Einwirkung dieser Reagentien nicht zu lange unterwirft — nicht mehr als 1—3 Tage. In solchem Falle werden die Zellen der Rindensubstanz durch doppeltchromsaures Kali gar nicht gefärbt, und der Unterschied zwischen Rinden- und Marksubstanz tritt sowohl makro- als mikroskopisch ausserordentlich deutlich hervor: neben den hellen Zellen der Rindensubstanz liegen die braunen Zellen der Marksubstanz. Uebergangsformen zwischen den Zellen beider Art sind bei Säugethieren nicht vorhanden. Das Vermögen der Zellen der Marksubstanz mit Chrompräparaten sich zu färben, hängt höchst wahrscheinlich von einem besonderen Stoffe ab, der in ihnen enthalten ist und der sich, wie v. Brnnn gezeigt hat, in Alkohol löst, wobei dieser eine röthliche Färbung annimmt. Es ist jedoch zu bemerken, dass die Reaction mit Chromsäure nur an vollkommen frischen Nebennieren, die den soeben getödteten Thieren entnommen sind, gut gelingt; bei längerer Aufbewahrung des Organs scheint der die Färbung bedingende Stoff zu zerfallen oder einen anderen chemischen Charakter zu erlangen, so dass die Zellen fast ganz die Fähigkeit sich färben, verlieren. Hierauf beruht höchst wahrscheinlich der Umstand, dass die Marksubstanz der Nebennieren des Menschen, die der Leiche entnommen sind, fast gar nicht die Reaction mit Chromsäure hervortreten lässt. Nicht alle Theile der Marksubstanz färben sich mit gleicher Intensität, was wohl von einem verschiedenen Gehalt an den erwähnten Stoffen abhängen mag. Gewöhnlich wechseln auf Schnitten Zellreihen mit intensiverer Färbung mit Zellreihen ab, deren Färbung eine schwächere ist; dabei ist der Umstand bemerkenswerth, dass die dunkleren Zellen oder mit anderen Worten diejenigen, die in grösserer Menge den genannten Stoff enthalten, viel besser conservirt sind als die hellen Zellen. Demnach scheint die Beständigkeit der Zellen an die Gegenwart jenes Stoffes gebunden zu sein. Weil dieser Stoff, wie oben angegeben, in nicht frischen Nebennieren verschwindet oder einen anderen chemischen Charakter annimmt, so beruht höchst wahrscheinlich darauf der schnelle Zerfall der Marksubstanz in den Nebennieren der Leichen von Thieren und Menschen. In Uebereinstimmung mit Henle und im Gegensatz zu der Behauptung v. Brunn's muss ich constatiren, dass die Zellkerne auch an der Färbung sich betheiligen und sich selbst intensiver färben als das Protoplasma.

Digitized by Google

Die Marksubstanz nimmt beim Pferde einen geringeren Raum im Verhältniss zur Rindensubstanz ein als bei den übrigen vorhin genannten Thieren. Gebaut ist dieselbe im Allgemeinen ebenso, nur sind die Zellen kleiner als beim Rinde und beim Schweine und haben meist eine polygonale Gestalt. Beim Hunde, beim Kaninchen, bei der Katze und bei der Ratte sind die Bindegewebsmaschen meist rund und demnach liegen die Zellen nicht in Reihen, sondern ordnen sich den scharf contourirten Häufchen an, die an Drüsenbläschen, z. B. der Speicheldrüsen, erinnern.

In der oben beschriebenen Weise ist der grösste Theil der Marksubstanz eingerichtet. Stellenweise jedoch — am deutlichsten zeigt sich dies beim Rinde ausgeprägt — kommen Bezirke hervor, die eine im höchsten Grade eigenthümliche und interessante Struktur besitzen. Diese Stellen liegen beim Rinde meist in den centralen Partien der Marksubstanz, d. h. dort, wo das Bindegewebe gut entwickelt ist. Auf Schnitten aus diesen Bezirken sieht man, dass das Bindegewebe runde, ovale oder längliche Räume bildet. Die innere Oberfläche dieser Räume ist von einer Schicht niedriger, cubischer Zellen ausgekleidet, die eng bei einander liegen und sich in Müller'scher Flüssigkeit gar nicht färben. Der ganze innere Theil oder das Centrum eines solchen Raumes ist vollkommen von echten Markzellen ausgefüllt, die in Müller'scher Flüssigkeit sich stark braun färben. Diese Zellen liegen dicht bei einander und haben in Folge dessen eine polygonale Form. Demnach bildet hier das Bindegewebe allseitig geschlossene Bläschen oder Follikel, deren Wand von einer Reihe von Zellen ausgekleidet erscheint, die in Müller'scher Flüssigkeit sich nicht färben, während ihr Binnenraum von echten Markzellen ausgefüllt ist. Diese letzteren werden durch eine Reihe heller Zellen vom Bindegewebe getrennt. Aehnliche Bläschen kommen gruppenweise vor, wobei die einen von ihnen einander dicht anliegen, so dass das Bindegewebe dazwischen fast unsichtbar wird, und die anderen isolirt angeordnet sind. In der beigefügten Figur 6 sind mehrere solche dicht einander anliegende Bläschen dargestellt. Bei *a* sieht man einen Complex echter Markzellen, die durch Müller'sche Flüssigkeit tief gefärbt sind; *b* ist eine einschichtige Reihe heller Zellen, die die Markzellen umgeben; bei *c* erscheint diese Schicht von der Fläche durchschnitten, bei *d* sind die Markzellen herausgefallen und nur die wandständigen hellen Zellen zurück-

Digitized by Google

geblieben. Diese Reihe von Zellen ist scharf vom umgebenden Gewebe geschieden. Stellenweise sieht man zwischen ihnen eine scharfe Linie, die den Durchschnitt einer das ganze Organ umhüllenden Membrana propria zu repräsentiren scheint. Von ihrer unzweifelhaften Existenz war ich jedoch nicht im Stande mich zu überzeugen.

Der Reichthum der Nebennieren an nervösen Elementen ist zu allen Zeiten den Forschern aufgefallen und daher wurde denselben in allen Arbeiten eine besondere Aufmerksamkeit zu Theil. Die Mehrzahl der Forscher nimmt an, dass die Nervenstämme ohne sich zu verzweigen die Rindensubstanz passiren und erst an der Grenze der Marksubstanz Aeste abzugeben beginnen, um in diesen letzteren einen dichten Plexus zu bilden. In der Beschreibung der Nervenzellen und Ganglien bestehen indessen erhebliche Differenzen. Einzelne Autoren stellen ihr Vorhandensein in den Nebennieren sogar vollkommen in Abrede. So sagt z. B. J. Arnold in seiner klassischen Abhandlung über die Nebennieren, dass in diesen gar keine Elemente vorkämen, die man als Nervenzellen ansprechen dürfte. Ecker findet sie nur in den Nebennieren des Pferdes. Andere Forscher, wie z. B. Leydig, Luschka, J. Meyer, vertheidigen eine vollkommen entgegengesetzte Anschauung. Nach ihrer Meinung hat die Mehrzahl der zelligen Elemente der Marksubstanz den Charakter von Ganglienzellen. Endlich glaubt eine dritte Reihe von Forschern, der Virchow[17]), Holm[18]), Moers, Grandry, Pfortner[19]), Rauber, Gottschau u. A. angehören, dass der grössere Theil der Marksubstanz aus specifischen zelligen Elementen bestehe, zwischen welchen entweder frei oder in die Bahn der Nervenstämme eingeschaltet, Nervenzellen liegen. Holm beschreibt ausser unzweifelhaften Nervenzellen noch Elemente anderer Art unter dem Namen: „Zellen von zweifelhaft nervöser Natur.“ Sie befinden sich in der Marksubstanz und sind in Gruppen verschiedener Grösse und Form angeordnet. Diese Zellen unterscheiden sich scharf sowohl durch ihre Form als durch ihre Anordnung von den Zellen der Marksubstanz. Durch ein Häufchen solcher Zellen tritt gewöhnlich ein Nervenstamm, der sich entweder in dem Häufchen verästelt oder das letztere umspinnt. Die Zellen sind oval mit abgestumpften Enden, mit grossem Kern und Kernkörperchen. Ihre wahrscheinliche Zugehörigkeit zum Nervensystem folgert Holm erstens aus der Loca-

Digitized by Google

lität — sie liegen immer in der Nähe von Nerven — und zweitens aus dem Verhalten gegen Reagentien: gleich den unzweifelhaften Nervenzellen färben sie sich schnell mit Carmin, während die Zellen der Marksubstanz dies nur ziemlich langsam thun. Die Nervenbündel (nach Kölliker circa 30 für jede Drüse) treten an die Drüsen heran unter Bildung eines dichten Plexus. Aussen, unmittelbar dem Organ anliegend, befinden sich grosse Ganglien, auf deren Durchschnitt man mehr als 60 Nervenzellen zählen kann. Solche Ganglien fand ich bei allen von mir untersuchten Thieren. Sie sitzen nicht in der Kapsel selbst, wie es v. Brunn behauptet, sondern nach aussen von ihr, und obwohl sie derselben eng anliegen, sind sie jedoch mit ihr nur durch lockeres Bindegewebe verbunden, so dass sie bei der Anfertigung von Schnitten leicht herausfallen. Nachdem die Nervenbündel die Kapsel durchsetzt haben, verlaufen sie ohne sich zu theilen durch die ganze Rindensubstanz bis dicht an die Marksubstanz; hier beginnen sie sich zu verästeln und bilden ein Netz aus Nervenbündeln verschiedener Dicke. Macht man einen Schnitt durch die Marksubstanz, so erscheinen die Nerven in allen Richtungen durchschnitten. Häufig, besonders in der Nebenniere des Rindes, sind neben ihnen besondere Gruppen von Zellen, die sich scharf von den Zellen der Marksubstanz unterscheiden, gelegen. Diese Gruppen umgeben entweder vollkommen je einen Nervenstamm, und dann befindet sich letzterer auf Querschnitten im Centrum einer Gruppe, oder sie liegen den Nerven nur von einer Seite an. Mitunter theilt sich der Nervenstamm in einem Häufchen solcher Zellen. Je feiner der Nervenstamm, um so kleiner werden die ihm anliegenden Zellgruppen, mit anderen Worten — mit der Verästelung der Nerven zerfallen auch die Zellcomplexe, die anfangs, d. h. in den peripheren Theilen der Marksubstanz, so umfangreich waren. Die Zellen haben eine eckige Form, sind scharf contourirt und liegen dicht einander an. In jeder Zelle befindet sich ein grosser Kern und in diesem ein Kernkörperchen. Nach den Abbildungen und nach der Beschreibung zu urtheilen, sind das eben die Zellen, die Holm Zellen von zweifelhaft nervöser Natur genannt hat. Sie haben aber nichts gemein mit wirklichen Nervenzellen und gar keine Aehnlichkeit mit solchen. Um über ihre wahre Natur in's Klare zu kommen, muss man einen Nervenstamm bis zu seinem Uebertritt aus der Marksubstanz in die Rindensubstanz verfolgen; dann sieht man,

Digitized by Google

dass die fraglichen Zellgruppen, die den Nerven durch die ganze Marksubstanz begleiten, unmittelbar in die Rindensubstanz übergehen. Dabei kann man sich überzeugen, dass sie sich von Zellen der Rindensubstanz gar nicht unterscheiden. Indem ein Nervenstamm aus der letzteren in die Marksubstanz übertritt, nimmt er einen gewissen Complex von Zellen mit sich, die anfangs, d. h. in den pheripheren Theilen der Marksubstanz, der Bindegewebsscheide des Nerven eng anliegen und denselben in Form ziemlich dicker Scheiden umhüllen, mit der fortschreitenden Theilung der Nerven aber in kleinere Häufchen zerfallen. Diese Zellgruppen lassen sich, wie ich bereits erwähnt habe, längs der Bahn der Nervenstämme verfolgen bis zu ihrer Verschmelzung mit der Rindensubstanz, so dass kein Zweifel bleibt, dass die in der Marksubstanz den Nerven anliegenden Zellgruppen aus Elementen der Rindensubstanz bestehen. Ausserdem besitzen die betreffenden Zellen dieselbe Form wie die Zellen der Rindensubstanz und verhalten sich ähnlich gegen Farbstoffe und chemische Reagentien. Durch Auspinselung kann man in jenen Gruppen ein feinstes bindegewebiges Reticulum nachweisen, ein ganz ähnliches Reticulum wie in der Rindensubstanz. Mithin ist es unzweifelhaft, dass die fraglichen Zellen Zellen der Rindensubstanz sind, auf deren Vorkommen in der Marksubstanz seit Arnold von vielen Autoren hingewiesen wird. Holm selbst findet eine Aehnlichkeit zwischen diesen Zellen und den Zellen der Rindensubstanz, ist aber trotzdem geneigt sie als dem Nervensystem angehörig zu betrachten. Gruppen von Zellen der Rindensubstanz in der Marksubstanz sind nur in den Nebennieren des Rindes, des Schafes und des Schweines deutlich zu sehen; bei den anderen Thieren kommen solche Gruppen entweder blos in den am meisten peripher gelegenen Theilen der Marksubstanz vor oder sie kommen gar nicht vor.

Abgesehen von diesen Elementen, die mit Nervenzellen gar keine Aehnlichkeit haben und mit dem Nervensystem gar nichts zu thun haben, giebt es in der Marksubstanz der Nebennieren nun unzweifelhafte Nervenzellen. Zunächst ist die Thatsache festzuhalten, dass Ganglien und Ganglienzellen lediglich zur Marksubstanz in Beziehung stehen. In der Rindensubstanz kommen Nervenzellen nicht vor. Sie liegen entweder inmitten der Elemente der Marksubstanz oder an der Grenze der letzteren gegen die Rindensubstanz. In den oben beschriebenen, den Nebennieren von aussen

Digitized by Google

anliegenden Ganglien kann man immer verschieden grosse Gruppen von Zellen finden, welche die Gestalt und alle Eigenschaften der Zellen der Marksubstanz aufweisen. Sie färben sich gleich den letzteren deutlich mit Salzen der Chromsäure. In anderen Fällen, zumal bei kleineren Thieren, erstreckt sich die Marksubstanz auf jener Seite, wo ein Ganglion sitzt, in Form eines Stranges durch die ganze Rindensubstanz und scheint mit dem Ganglion in Verbindung zu treten. Demnach sind diese ausserhalb gelegenen Ganglien gewissermaassen accessorische primitive Nebennieren, in welchen es lediglich nervöse Elemente und Zellen der Marksubstanz giebt. Nervenzellen fand ich in der Marksubstanz beim Menschen, beim Rinde, beim Pferde, beim Schafe, beim Schweine, beim Meerschweinchen, bei der Ratte und auch beim Kaninchen, gegenüber der Behauptung von Gottschau, dass es in der Marksubstanz der Nebennieren des Kaninchens keine Nervenzellen gäbe. Am zahlreichsten sind sie beim Menschen, beim Rinde, beim Schafe und von kleineren Thieren beim Meerschweinchen. Die Nervenzellen sitzen entweder an den dicken Nervenstämmen oder sie liegen frei im Parenchym; in letzterem Falle sind sie entweder in Gruppen angeordnet und bilden Ganglien oder sie liegen vereinzelt zwischen den zelligen Elementen der Marksubstanz. Eine solche Mannichfaltigkeit in der Anordnung der Zellen gilt sowohl in Bezug auf verschiedene Thiere als auch in Bezug auf ein und dasselbe Individuum. In den Nervenstämmen sitzen die Zellen entweder vereinzelt oder in Gruppen von je zwei bis sechs Zellen. Am häufigsten sitzen sie an den Theilungsstellen der grossen Nervenstämme. Die Zellen haben das Aussehen und alle Eigenschaften unzweifelhafter Nervenzellen. Ihr Protoplasma ist feinkörnig und enthält einen grossen bläschenförmigen hellen Kern mit deutlich sichtbarem Kernkörperchen. Neben einem Nerven, der unzweifelhafte Nervenzellen führt, liegen oft die oben beschriebenen Gruppen aus Zellen der Rindensubstanz. Nervenzellen, die nicht in der Bahn der grossen Nervenstämme sich befinden, sind, wie bereits erwähnt, entweder zu Ganglien vereinigt oder sie liegen vereinzelt und isolirt; es verlaufen jedoch immer Nervenfasern in der Nachbarschaft solcher Ganglien oder vereinzelter Zellen. Anlangend die Form, Grösse und das Vorkommen der Ganglien, so sind in dieser Beziehung bedeutende Variationen vorhanden. Grossen Ganglien, welche auf dem Durch-

Digitized by Google

schnitte 20 bis 60 Zellen haben, begegnete ich beim Menschen, beim Rinde, beim Schafe, beim Schweine und beim Meerschweinchen. Die Form solcher Ganglien ist rund oder oval. Ueber ihre Zahl und den Ort ihres Vorkommens lässt sich nichts Bestimmtes aussagen. Vor allen Dingen ist zu bemerken, dass ihnen gar kein bestimmter Ort zukommt; in der Mehrzahl der Fälle liegen sie in der Nähe der grossen Venen, d. h. näher nach dem Centrum der Marksubstanz. Ihre Zahl ist weder bei einem und demselben Individuum noch bei verschiedenen Thieren gleich. Am zahlreichsten sind sie beim Menschen und bei grösseren Thieren. Beim Meerschweinchen sieht man in der Marksubstanz ein grosses Ganglion, das auf dem Durchschnitt mehr als den dritten Theil der Marksubstanz einnimmt. Das Ganglion ist gewöhnlich von einer bindegewebigen Membran umhüllt, von der nach innen Fasern abgehen, welche die Zellen von einander abgrenzen; ausserdem ist das Ganglion von zahlreichen Nerven und Blutgefässen durchsetzt. Um jede Zelle herum sieht man eine besondere kernhaltige Membran oder Kapsel. Beim Pferde ist die Zahl der Nervenzellen viel geringer als beim Rinde, und dieselben liegen häufiger auf der Grenze zwischen Rinden- und Marksubstanz. Zuweilen sind diese Ganglienzellen von den oben beschriebenen fettig infiltrirten Zellen umgeben und enthält ihr Protoplasma Fettkörner, wie man dies auf Fig. 3 sehen kann.

Bisher wurde der Beziehung zwischen Nervenzellen und Zellen der Marksubstanz wenig Aufmerksamkeit geschenkt. Braun[20]) beschreibt bei Reptilien Uebergangsformen zwischen den Zellen beider Art und hält die Holm'schen Zellen für solche Uebergangsformen. J. Meyer[21]) beschreibt im System des Sympathicus, abgesehen von Theilen, die Alle als zum Nervensystem gehörig anerkennen, besondere Elemente, die sowohl zwischen wirklichen Nervenzellen sitzen als auch isolirt im Bindegewebe liegen. Diese Körper unterscheiden sich scharf von echten Nervenzellen. Ihre Form ist rund oder eckig. Sie enthalten eine verschiedene, unter Umständen eine grosse Anzahl von Kernen und Pigment. J. Meyer nennt diese Gebilde Kernnester oder Zellennester und schreibt ihnen eine grosse Rolle zu bezüglich der Entwickelung echter Nervenzellen. Indem Meyer sich der Meinung der Autoren anschliesst in Bezug auf die Möglichkeit einer Neubildung von Nervenzellen im Organismus, bestreitet er die Annahme einer Neubildung

Digitized by Google

dieser Zellen auf dem Wege einer Theilung der alten. Nach seiner Ansicht entstehen neue Nervenzellen aus den oben erwähnten Zellennestern; diese letzteren entstehen ihrerseits aus Blutkörperchen, die aus den Gefässen herausgetreten sind. Bei weiterer Untersuchung des sympathischen Systems bei niederen Thieren, wie z. B. beim Frosch, Triton, Salamander, gelangte er zu der Ueberzeugung, dass die sogenannten Nebennieren bei diesen Thieren ebenfalls dem Nervensysteme angehören. Dieselben enthalten: 1) Nerven, 2) Nervenzellen, 3) Kernnester, 4) besondere Zellen mit fettigem Inhalt, auf welchen eben die gelbliche Färbung des Ganglion zurückzuführen ist. Mit Rücksicht auf die übliche Eintheilung des Parenchyms der Nebennieren in eine Rinden- und eine Marksubstanz zählt Meyer zur ersteren die Zellen mit fettigem Inhalte und hält die Zellennester für Zellen der Marksubstanz. Die Nebennieren der höheren Thiere betrachtet er gleichfalls als zum Nervensysteme gehörig und meint, dass die Zellen der Marksubstanz bei diesen Thieren vorwiegend seine Zellennester repräsentiren. In einem Nachtrag führt Meyer Auszüge aus einer Abhandlung von Stannius an, welcher annimmt, dass bei Fischen die Nervenzellen sich unter anderem auch in den Nebennieren entwickeln. In diesen Körpern soll man Bilder ihrer Entstehung und ihres Todes beobachten können. Mithin nehmen sowohl Braun als auch J. Meyer und Stannius eine Neubildung von Nervenzellen in den Nebennieren an. Indem ich mich zu den Nebennieren der Säugethiere wende, muss ich sagen, dass ich hier nichts dergleichen fand, was J. Meyer unter dem Namen von Kern- oder Zellennestern beschreibt. Uebergangsformen zwischen Zellen der Marksubstanz und Nervenzellen, wie es Braun beschreibt, habe ich auch nicht gefunden. Demnach vermag ich mit Bezug auf die Neubildung von Nervenzellen in den Nebennieren der Säugethiere nichts Bestimmtes auszusagen. Andererseits kommt man in die Lage bei näherem Studium der Marksubstanz Bilder zu sehen, die auf eine regressive Metamorphose der Nervenzellen hinzuweisen scheinen, eine Metamorphose, die ihrerseits von dem Einfluss abzuhängen scheint, den die Zellen der Marksubstanz auf die Nervenzellen ausüben. Ein Theil der Nervenzellen — diejenigen, die im Bindegewebe liegen und weiter entfernt von den Markzellen — hat ein ganz normales Aussehen; das Protoplasma ist hell, der Kern tritt deutlich hervor, und der Zellkörper füllt die Kapsel

Digitized by Google

vollkommen aus. Die anderen Nervenzellen — diejenigen, die inmitten der Zellen der Marksubstanz liegen, unterscheiden sich von den soeben beschriebenen. Die einen scheinen noch von normalem Aussehen zu sein und werden nur dicht von Zellen der Marksubstanz allseitig umlagert. In anderen Fällen dringen die letzteren in den Kapselraum ein und ordnen sich zwischen der Kapsel und der Nervenzelle an, so dass diese von jener durch eine Reihe von Markzellen geschieden ist; in Folge dessen treten im Protoplasma der Nervenzelle Einkerbungen auf, und die ganze Zelle erhält ein sternförmiges Aussehen. In den weiteren Stadien der regressiven Metamorphose dringen immer mehr und mehr Zellen in die Kapsel der Nervenzelle ein und drücken die letztere zusammen; das Protoplasma derselben wird körniger und nimmt besser Farbstoffe an, der Kern wird undeutlich. Schliesslich kann man solchen Bildern begegnen, wo Markzellen die Kapsel vollkommen ausfüllen und wo von der Nervenzelle nur ein kleines Klümpchen von unregelmässiger Form und ohne Kern zurückgeblieben ist. Kurz, die Bilder machen einen solchen Eindruck, als ob die Nervenzellen infolge des auf sie ausgeübten Druckes von Seiten der Markzellen zu Grunde gingen. Zum Zwecke der Beobachtung ähnlicher Bilder sind selbstverständlich solche Objecte zu benutzen, wo der Unterschied zwischen specifischen Zellen der Marksubstanz und anderen zelligen Elementen deutlich zu sehen ist, d. h. es sind Nebennieren zu benutzen, die vorher mit doppeltchromsaurem Kali behandelt waren. Jene Bilder des Unterganges von Nervenzellen habe ich nicht nur bei erwachsenen Individuen, sondern auch bei jungen, wie z. B. in den Nebennieren von Kälbern, beobachtet. Die beigegebene Figur 7 stellt mehrere Nervenzellen in verschiedenen Stadien der regressiven Metamorphose dar. Bei *a* liegt zwischen einer Nervenzelle und ihrer Kapsel eine Reihe von Markzellen, bei *c* füllen die letzteren die Kapsel fast vollkommen aus und von der Nervenzelle ist nur ein Klümpchen zurückgeblieben.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIII.

Fig. 1. Aus der Rindensubstanz der Nebennieren des Schweines. *a* = die Parenchymzellen, *b* = das engmaschige Bindegewebsnetz.

Fig. 2. Aus der Rindensubstanz des Pferdes *c* = Blutcapillaren.

Digitized by Google

Fig. 3. Aus der Nebenniere des Pferdes. Die Grenze zwischen Rinden- und Marksubstanz. *m* = Marksubstanzzellen, *f* = Gruppen fettig infiltrirter Zellen, *g* = Ganglienzellen, welche Fetttröpfchen in ihrem Protoplasma enthalten.

Fig. 4. Aus der Nebenniere des Kaninchens. Die Grenze zwischen Rinden- und Marksubstanz. Die Bezeichnungen wie oben.

Fig. 5. Zellenreihen aus der Marksubstanz des Rindes. *a* = die bläschenförmigen Zellen, welche sich in Müller'scher Flüssigkeit schwach färben, *b* = die cylindrischen Zellen, welche sich tief in Müller'scher Flüssigkeit färben.

Fig. 6. Aus der Marksubstanz des Rindes. *a* = Marksubstanzzellen, *b* = Schicht cubischer Zellen, die sich in Müller'scher Flüssigkeit nicht färben. Bei *c* ist diese Schicht von der Fläche zu sehen. *n* = Querschnitt von Nervenbündeln.

Fig. 7. Aus der Marksubstanz des Rindes. *ggg* = Ganglienzellen, *m* = Marksubstanzzellen, *r* = Haufen von Rindensubstanzzellen in der Marksubstanz. *A* = Ganglienzelle, noch gut erhalten. *B* = Rest einer geschrumpften Ganglienzelle, umgeben von Marksubstanzzellen.

Literatur.

1) Henle, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Bd. II. 1873.

2) A. Ecker, Der feinere Bau der Nebenniere beim Menschen und den vier Wirbelthierklassen. 1846.

3) A. Ecker, Blutgefässdrüsen. Handwörterbuch d. Physiologie. Bd. IV. 1853.

4) Kölliker, Gewebelehre. 1867.

5) Gerlach, Handbuch der allgemeinen und speciellen Gewebelehre des menschlichen Körpers. Wien. 1860.

6) Luschka, Die Anatomie des Menschen. Bd. II. Abth. I. 1863.
— Der Hirnanhang und die Steissdrüse des Menschen. Berlin. 1860.

7) Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. 1857.

8) Grandry, M., Mémoire sur la structure de la capsule surrénal de l'homme etc. Journal de l'anatomie et de sa phys. normales et pathol. 1867.

9) Arnold, J., Ein Beitrag zur feineren Structur der Nebenniere. Virchow's Archiv. Bd. XXXV. 1866.

10) Möers, A., Ueber den feineren Bau der Nebenniere. Virchow's Archiv. Bd. XXIX. 1864.

11) v. Brunn, A., Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. VIII. 1872.

12) Joesten, Archiv der Heilkunde. Bd. V. 1864.

Digitized by Google

13) Eberth, Die Nebennieren. Stricker's Handbuch. 1870.

14) Räuber, H., Zur feineren Structur der Nebennieren. Inaug.-Diss. Berlin. 1881.

15) Gottschau, Ueber die Nebennieren der Säugethiere etc. Sitzungsbericht d. phys.-medic. Gesellsch. zu Würzburg. 1882.

16) Henle, Ueber das Gewebe der Nebenniere und der Hypophyse. Zeitschrift f. rat. Med. 3. Reihe. Bd. XXIV. 1865.

17) Virchow, Zur Chemie d. Nebenniere. Virchow's Archiv. XII. 1857.

18) Holm, Ueber die nervösen Elemente in den Nebennieren. Wiener Sitzungsberichte. Bd. LIII. Abth. I. 1866.

19) Pfortner, Untersuchungen über das Ganglion intercaroticum und die Nebenniere. Zeitschrift f. rat. Med. Bd. XXXV. 1866.

20) Braun, M., Ueber Bau und Entwicklung der Nebenniere bei Reptilien. Zool. Anzeiger. II. Jahrg. 1879.

— Bau und Entwicklung der Nebennieren bei Reptilien. Arbeiten d. Zool. Instituts zu Würzburg. Bd. V.

21) Mayer, J., Wiener Sitzungsberichte. Bd. LXVI. Abth. II.

Zur Anatomie und Physiologie der Leuchtorgane mexikanischer Cucuyo's.

Von

Carl Heinemann in Vera-Cruz.

Vor längerer Zeit habe ich im 8. Bande dieses Archivs Beiträge zur Kenntniss der Leuchtorgane der bei Vera Cruz vorkommenden Leuchtkäfer veröffentlicht, welche sich wesentlich nur auf die sogenannten Cucuyo's (spanischer Name für die leuchtenden Elateren des tropischen Amerikas) bezogen. Obgleich eine baldige Fortsetzung jener nur allzu lückenhaften Untersuchungen in Aussicht gestellt worden war, blieben dieselben dennoch bis vor 4 Jahren ruhen, wo ich sie mit erneutem Eifer aufnahm und während vier Flugzeiten fortführte. Wenn ich auch jetzt nur wieder Fragmente liefere, so bitte ich den Leser zu bedenken, dass die folgende Mittheilung die Frucht der oft knapp gemessenen Stunden der Erholung von meiner Thätigkeit als praktischer Arzt ist, und dass ich kaum über die einfachsten Apparate, geschweige

Digitized by Google

über die Hülfsmittel eines modernen Laboratoriums verfüge. So habe ich z. B. die chemische Seite unseres Gegenstandes bisher fast völlig vernachlässigen müssen, weil allein die Herstellung des Materials, das Ausschneiden von mindestens einigen Tausend Leuchtorganen, eine zu grosse Zeit in Anspruch genommen hätte.

I. Allgemeines.

In meiner ersten Mittheilung hatte ich von zwei Pyrophorus-Arten berichtet, welche in der Umgegend von Vera Cruz vorkommen, jetzt kenne ich deren bereits fünf, welche sich sowohl in Bezug auf Grösse und Gestalt des Körpers, als auch in der Form des Bauchleuchtorgans wesentlich unterscheiden. Alle Arten haben ungefähr dieselbe Flugzeit, von Mitte April bis Mitte Juni, frühes Eintreten der Regenzeit kürzt dieselbe ab. In der Gefangenschaft kann man die Thiere bei guter Ernährung und Reinlichkeit $1-1^1/_2$ Monat länger erhalten, wahrscheinlich weil sie sich, wie ich beobachtet habe, dann nicht begatten und so der natürliche Abschluss ihres Lebenslaufs weiter hinausgeschoben wird. Glaubwürdige Leute haben mir versichert, dass von vielen in Stücken ausgehöhlten Zuckerrohres eingeschlossenen Cucuyo's zuweilen einzelne bis zur nächsten Flugzeit überleben. Der Einschluss in Zuckerrohr gestattet eine Versendung der Thiere, verlangt aber immerhin eine gewisse Beaufsichtigung während des Transports.

Die Cucuyo's sind bekanntlich nächtliche Thiere, am Tage halten sie sich unter der Rinde der Bäume und unter abgestorbenem Laub versteckt; in der Abenddämmerung beginnen sie der Nahrung nachzugehen und sind besonders in den ersten Nachtstunden in voller Thätigkeit. In Freiheit suchen sie ihre Schlupfwinkel schon vor beginnender Morgendämmerung auf, in Gefangenschaft dagegen sind sie gerade um diese Zeit ausserordentlich unruhig, offenbar weil sie ihre gewohnten Schlafstätten vermissen.

Kräftige Thiere verfallen am Tage selbst im dunklen Raume in keinen so tiefen scheintodtähnlichen Schlaf wie solche, welche ihrem natürlichen Lebensende bereits näher sind, man findet sie vielmehr sehr häufig fressend und, wenn auch schwach, leuchtend, bei matten Thieren wird die Periode der Thätigkeit auch bei Nachtzeit allmählich immer kürzer. Ueber das wunderbar schöne Licht der Cucuyo's werde ich in einem besonderen Kapitel handeln,

Digitized by Google

hier sei nur noch hervorgehoben, dass Zahl und Lage der Leuchtorgane bei allen Arten die gleiche ist, alle haben zwei elliptische leuchtende Stellen am Prothorax und ein Bauchleuchtorgan an der ersten Ventralschiene des Aldomens. Obgleich in der Regel das grösste und schönste, ist das letztere seiner versteckten Lage halber meist übersehen worden; weder in Milne-Edwards Leçons, noch in der Zoologie von Carus und Gerstäcker, noch in den Grundzügen der vergleichenden Anatomie von Gegenbaur, 2. Aufl. 1870, geschieht desselben Erwähnung, ja auch nach dem Erscheinen meiner ersten Mittheilung und nachdem später Pflüger in einer interessanten Arbeit über „die Phosphorescenz der lebendigen Organismen, Pflüger's Archiv Bd. X", erwähnt hatte, dass schon Curtis das Bauchleuchtorgan der Cucuyo's gekannt habe, blieb dasselbe unbeachtet, lesen wir ja doch selbst in der neuesten Auflage der „Grundzüge der Zoologie von Claus, Marburg 1880", über Pyrophorus noctiluca wörtlich Folgendes: „Auf Cuba, mit blasig aufgetriebener leuchtender Vorderbrust." Es ist daher gerechtfertigt, wenn ich auf die Lage und das makroskopische Verhalten der Leuchtorgane näher eingehe.

II. Makroskopisches über die Leuchtorgane.

Die Leuchtorgane der Cucuyo's gehören wie diejenigen der Lampyriden dem Hautsystem an, sie sind, worauf schon Gegenbaur vor Jahren hingewiesen hat, besonders entwickelte Stellen der Matrix des Hautskelets, der sog. Hypodermis, und liegen daher der Chitinhülle dicht an.

Die beiden Brustleuchtorgane bilden dünne elliptische Platten, welche symmetrisch an der oberen gewölbten Fläche des Prothorax, in den Winkeln, welche die äusseren Ränder desselben mit dem Hinterrande bilden, angebracht sind. Genau ihrer Lage entsprechend weist das Chitinskelett zwei ebenfalls elliptische, gelbweisse, durchsichtige und leicht vorgewölbte Stellen auf, durch welche das Licht der Organe hindurchleuchtet.

Um sich die Lage des Bauchorgans klar zu machen, ist es nothwendig sich der Anordnung der Abdominalsegmente bei den Käfern zu erinnern. Bekanntlich besteht jedes Bauchsegment aus zwei Halbringen oder Schienen, einer Dorsal- und einer Ventralschiene, welche durch weiche Haut verbunden sind; durchgehend

Digitized by Google

sind nun aber mehr Dorsal- als Ventralschienen vorhanden, von denen einige mit einander oder, wie sehr häufig bei der ersten der Fall ist, mit dem Metathorax verschmelzen. Ein weiterer sehr constanter Charakter der Ordnung der Coleoptera ist die feste Verbindung des Abdomen mit dem Metathorax. Von diesen Regeln machen nun die Pyrophorus-Arten unter den Elateriden eine bemerkenswerthe Ausnahme; erstens zählt man bei ihnen, wenn man von den drei letzten unter die übrigen zurückziehbaren und zum Theil bedeutend metamorphosirten, kleinen Schienenpaaren absieht, ebenso viel Ventral- als Dorsalschienen, nämlich 6, und zweitens ist das Abdomen nicht mit dem Metathorax verschmolzen, sondern sehr frei beweglich gegen ihn abgesetzt. Am todten Thiere, wie es in die Hände der Entomologen gelangt, bemerkt man bei oberflächlicher Betrachtung von alledem freilich nichts, man zählt fünf grosse Ventralschienen und sieht den Hinterleib wie gewöhnlich an den Metathorax angeschlossen, entfernt man jedoch Flügeldecken und Flügel, so lässt sich der Hinterleib mit Leichtigkeit nach oben umschlagen, und man bemerkt dann die bisher verborgen gewesene erste Ventralschiene, welche mit den übrigen nicht gleich orientirt ist, sondern mit ihnen einen nach hinten stumpfen Winkel bildet.

Die Abdominalhöhle wird durch diese Schiene zum grössten Theil nach vorn abgeschlossen und bleibt nur an der Rückenseite eine enge Verbindung mit dem Brustraum übrig. Die vom unteren und seitlichen Umfang des Metathorax nach dem oberen Rande dieser ersten Ventralschiene ausgespannte Chitinhaut ist so dünn und durchsichtig, dass man den Bauchstrang durchschimmern sieht und an dieser Stelle mit Leichtigkeit durchschneiden kann. Auch am Hinterleib des lebenden Käfers gewahrt man, so lange er sich in Ruhe befindet, nichts Auffallendes, erst wenn er, um stärker zu respiriren, leicht die Flügel lüftet und den Leib nach oben bewegt, wird das schöne Bauchleuchtorgan sichtbar, welches in vollstem Glanze nur beim Fluge strahlt.

Diese freie Verbindung des Hinterleibs mit der Brust ist unter den Springkäfern auf die Gattung Pyrophorus beschränkt, ich vermisste sie wenigstens bei allen übrigen hier vorkommenden Arten derselben, dass sie aber unter den Käfern überhaupt keine vereinzelte Erscheinung darstellt, beweist mir ihr Vorkommen bei einigen hier lebenden Hydrophilus-Arten, welche grade wie die Dyticidae, um zu athmen, den Hinterleib ein wenig über die Ober-

Digitized by Google

fläche des Wassers erheben, wobei ebenfalls die sonst verborgene und gegen die übrigen senkrecht gestellte erste Ventralschiene, welche hier von einer dicken Chitinplatte gebildet ist, sichtbar wird.

Die Gestalt des Bauchleuchtorgans wechselt nach den Arten; bei den drei grösseren von mir ausschliesslich zum Experimentiren benutzten stellt es eine Platte von der Figur eines gleicheckigen Dreiecks dar, mit horizontal und zur Körperachse senkrecht gerichteter Grundlinie, abgerundeten Seitenecken, und leicht ausgeschweifter Spitze. Dem Einschnitt an der Spitze, in welchen ein kurzer, dornartiger Fortsatz der zweiten Ventralschiene eingreift, entspricht eine ebenfalls in der Medianlinie gelegene leichte Einbiegung des oberen Randes, wodurch eine Zusammensetzung des Organs aus zwei symmetrischen Seitenhälften angedeutet wird. Die Vorderfläche ist ausserdem durch eine mediane und eine transversale leichte Furche in vier Felder getheilt, zwei kleinere obere und zwei grössere untere. Die fest mit dem Organ verbundene Chitinhülle ist ausserordentlich dünn und durchsichtig. Beim Männchen ist das Organ grösser und füllt die vordere Fläche des Abdomens vollkommen aus, beim Weibchen ist es kleiner als diese Fläche, hat aber dieselbe Gestalt. Bei zwei anderen kleineren, durch ihren schlanken Körperbau ausgezeichneten Arten ist das Bauchorgan eine kleine viereckige Platte von beifolgender Form)‾(.

An jedem Leuchtorgan unterscheidet man, so lange es nicht abgestorben ist, mit blossem Auge zwei Schichten, wie es zuerst Kölliker für die Organe von Lampyris hervorgehoben hat, eine leuchtende äussere, bei Tage wachsartig durchscheinende, und eine nichtleuchtende weisse, kalkige Schicht.

Hiervon wird bald ausführlicher die Rede sein, vorläufig wenden wir uns zu einer kurzen Betrachtung des Tracheensystems und der Athembewegungen der Cucuyo's.

III. Ueber das Tracheensystem und die Athembewegungen der Cucuyo's.

Die Cucuyo's besitzen jederseits zwei grosse Thoraxstigmen mit Klappenmechanismus und sieben rundliche Bauchstigmen, von denen das erste einen complicirteren Bau hat als die übrigen.

Das erste Paar Bruststigmen, dessen Lage in meiner ersten

Digitized by Google

Mittheilung falsch angegeben ist, befindet sich an der Bauchseite zwischen Pro- und Mesothorax, unter dem Sternaltheil des Prothorax verborgen, dessen Hinterrande sie parallel laufen und dabei nach der Mittellinie convergiren. Die Ränder dieser spaltförmigen Stigmen werden von dicken Chitinlippen gebildet, deren vordere feststeht, die hintere aber den Rand einer durch vom Mesothorax entspringenden Längsmuskeln beweglichen Klappe bildet. Das Spiel dieser Klappe entzieht sich der Beobachtung, da die Stigmen überhaupt nur bei forcirter Streckung des Prothorax am unversehrten Thiere sichtbar werden und dann die Thätigkeit des Klappenmuskels unmöglich gemacht wird.

Das zweite Paar Bruststigmen besitzt denselben Bau wie das erste und ist an den Seitenflächen der Brust so angebracht, dass die feste vordere Chitinlippe dem Mesothorax, die hintere, welche ebenfalls den Rand einer beweglichen Klappe bildet, dem Metathorax angehört.

An diese Klappe setzt sich mit breiter Basis ein Muskel an, welcher in zwei deutlich getrennten Portionen vom Vorderrand der ersten Doralschiene und von dem löffelförmigen Vorderrande der ersten Seitenschiene (s. weiter unten) entspringt. Die Bewegungen dieser Klappe können sehr gut am lebenden, seiner Flügel beraubten Thier beobachtet werden, nur gehört, da dieselben ziemlich selten erfolgen, einige Geduld zu dieser Beobachtung.

Das erste Bauchstigma, grösser als die übrigen, bildet einen dreieckigen Spalt in der Seitenlinie zwischen erster Dorsal- und Ventralschiene; es besitzt sowohl Oeffnungs- als Schliessmuskeln.

Die übrigen sechs rundlichen Bauchstigmen liegen auf der Rückenseite, am äusseren Ende des Vorderrandes je einer Dorsalschiene; sie besitzen nur Schliessmuskeln.

Die Anordnung des Tracheensystems habe ich an Quer- und Längsschnitten von in Alkohol erhärteten Thieren zu erforschen gesucht, bin aber dabei auf so bedeutende technische Schwierigkeiten gestossen, dass ich mich mit Feststellung der gröbsten Verhältnisse begnügen musste. Das erste Bruststigma führt in ein geräumiges Vestibulum, aus welchem ein mächtiger nach vorn verlaufender Längsstamm entspringt, dessen Lumen auf Querschnitten seitlich unten vom Verdauungskanal sichtbar ist. Dieser Längsstamm giebt einen starken Querast zum Brustleuchtorgan. Ein feinerer Längsstamm verläuft ausserdem seitlich oben am Verdau-

Digitized by Google

ungskanal und setzt sich nach hinten in den ebenfalls verhältnissmässig feinen Längsstamm des Mesothorax fort, welcher in das grosse, sehr unregelmässig gestaltete Vestibulum (nicht Tracheenblase, wie ich fälschlich in meiner ersten Mittheilung sagte) des zweiten Bruststigmas einmündet. Auch im Mesothorax bemerkt man oft einen zweiten longitudtinal verlaufenden Tracheenstamm, welcher sich mehr an die Bauchseite hält und wahrscheinlich mit dem Vestibulum des ersten Bruststigmas communicirt. Am Hinterleib verlaufen die Längsstämme seitlich am Rücken und münden, indem sie über die abgerundeten Seitenecken des grossen Bauchleuchtorgans hinwegstreichen, in das Vestibulum des zweiten Bruststigmas.

Das Tracheensystem des Bauchleuchtorgans ist ein vollkommen selbständiges, am ersten Bauchstigma ausmündendes; die etwa vorkommenden Communicationen mit den übrigen Tracheen des Abdomen können, wie die weiter unten zu besprechenden Lichterscheinungen dieses Organs beweisen, nur sehr unbedeutende sein. Die gröbere Verästelung des Haupttracheenstammes erfolgt sowohl bei dem Bauchorgan als den Brustorganen in der nicht leuchtenden Schicht, aus welcher dann die feineren Verzweigungen in die Schicht der Leuchtzellen eindringen. Die Anordnung der Hauptäste ist eine sehr constante und für den Ablauf des Leuchtprocesses beim Erglühen und Erblassen der Leuchtorgane maassgebende.

Was die Athembewegungen betrifft, liegt es ausserhalb des Planes dieser Arbeit, auf eine Schilderung derselben bei den Insekten überhaupt oder speciell bei den Käfern näher einzugehen, zumal mir die ältere, sehr umfangreiche Literatur über diesen Gegenstand nicht zu Gebote steht und meine Kenntniss derselben sich auf das in Milne-Edwards Leçons, in dem Arthropoden-Werk von Gerstäcker (Bronn's Klassen etc.) und in den zoologischen Werken von Carus-Gerstäcker und Claus Angeführte beschränken. Die hier mitgetheilten Beobachtungen beziehen sich nur auf die Cucuyo's und können daher zunächst nur für diese Geltung beanspruchen.

Folgende Sätze glaube ich mit Sicherheit als das Resultat der bisherigen Beobachtungen über die Athembewegungen der Käfer hinstellen zu können. 1) Die Inspiration erfolgt passiv, die Exspiration wird durch die Contraction der die Leibesringe verbindenden Muskeln bewirkt. 2) Die Athembewegungen der Käfer

sind auf das Abdomen beschränkt. 3) Die Athembewegungen erfolgen in gewohnter Weise auch nach Abtrennung des Kopfes und Prothorax, das Centrum derselben darf also unmöglich ausschliesslich in den Schlundganglien oder im Prothoraxganglion gesucht werden.

1) Allgemein wird angegeben, dass die Exspiration bei Käfern hauptsächlich durch Verkürzung des verticalen Durchmessers des Abdomen erfolge, wobei die dünnhäutigen Dorsalschienen den viel unnachgiebigeren Ventralschienen genähert werden.

Diese Bewegung kommt unzweifelhaft auch den Cucuyo's zu, sie combinirt sich aber bei diesen a) mit Erhebung des Abdomens durch am Metathorax entspringende Dorsalmuskeln, wobei letzterer den Stützpunkt der Bewegung bildet, b) mit oft sehr bedeutender Streckung und Verkürzung des Abdomens in der Längsachse, hervorgebracht durch Annäherung und Entfernung der einzelnen Abdominalsegmente, Zu der grossen Verschiebbarkeit der einzelnen Abdominalringe trägt bei den Cucuyo's noch der Umstand bei, dass zwischen Dorsal- und Ventralschienen noch eine Reihe niedriger Seitenschienen eingeschoben sind, von denen die vordere grösste, welche den beiden ersten Segmenten entspricht, an den Respirationsbewegungen sehr lebhaften Antheil nimmt; sie endet vorn mit einem löffelförmig abgerundeten Fortsatz, von welchem zahlreiche Muskeln entspringen.

2) Die bekannte Thatsache, dass der vordere Körpertheil eines Käfers, den man zwischen Pro- und Mesothorax durchgeschnitten hat, noch Tage lang zu leben und sehr energische Ortsbewegungen auszuführen vermag, viel energischere als die hintere athmende Hälfte, hätte wohl billiger Weise die Beobachter darauf lenken sollen, nach dem Athemmechanismus dieses Kopf-Vorderbrustsegments, wie wir es immer nennen wollen, zu forschen, da man doch unmöglich annehmen darf, dass ohne genügende Athmung eine so rege Lebensthätigkeit für längere Zeit fortdauern kann. Bei den Cucuyo's wurde meine Aufmerksamkeit auf diesen Gegenstand durch die Thatsache gelenkt, dass das abgetrennte Kopf-Vorderbrustsegment nicht nur 2—3 Tage lebt und sich so benimmt, als ob gar keine Verletzung stattgefunden hätte, sondern dass auch die Prothoraxleuchtorgane nicht die geringste Veränderung in ihrer Thätigkeit erkennen lassen, was ohne sehr kräftige Athmung, wie wir sehen werden, gradezu unmöglich wäre. Suchen wir nun nach

Digitized by Google

dem Mechanismus dieser Athmung, so bleibt bei der absoluten Starrheit der äusseren Hülle sowohl des Prothorax- als des Kopfsegments, nur die abwechselnde Contraction und Erschlaffung des Verdauungskanals, welche mit fortdauerndem Vorschieben und Zurückziehen des Mundrüssels verbunden ist, zur Erklärung derselben übrig; dass aber eine solche, so lange das Thier Lebenszeichen giebt, fortdauernd stattfindet, davon kann man sich durch Beobachtung überzeugen. Die Saugwirkung des sich contrahirendan Darmrohres ist es, welche die Luft in die vermöge ihrer Elasticität klaffenden Tracheenenden treibt, die Schlaffheit und Nachgiebigkeit der Wandungen des Darmrohres verhindert bei Nachlass der Contraction den Eintritt von Luft in dieses selbst. Dass am unverletzten Thiere diese Aspirationswirkung bei geöffneten ersten Bruststigmen noch kräftiger sein wird, leuchtet ein.

Da nun im wachen und thätigen Zustande des Thieres die Brustleuchtorgane beständig im hellsten Licht strahlen, was mit dem Bauchleuchtorgan durchaus nicht immer der Fall ist, und wir unbedenklich die Thätigkeit der Leuchtorgane als Maassstab für die Intensität der Respiration ansehen können, so müssen wir auch umgekehrt schliessen, dass das Kopf-Vorderbrustsegment eine viel stärkere Respiration besitzt als das Abdomen, welches, wie auch die direkte Beobachtung seiner Athembewegungen lehrt, längere Zeit, oft bis $^1/_2$ Stunde lang in vollkommener Passivität verharren kann.

Aber auch an dem zweiten Hauptabschnitt des Körpers unserer Cucuyo's, dem vereinigten Meso-Metathorax kann man recht ausgiebige Athembewegungen wahrnehmen, welche von den verhältnissmässig weichen Rücken- und Seitentheilen des Chitinskelets ausgeführt werden. Diese Bewegungen erfolgen vollkommen unhängig von denen des Abdomen's und viel seltener als diese.

Es zerfällt also der Körper der Cucuyo's und wahrscheinlich vieler anderer Käfer in drei vollkommen unabhängig von einander respirirende Abschnitte: Cephalo-Prothorax, Meso-Metathorax und Abdomen.

3) Nachdem die Unrichtigkeit des Satzes, dass bei den Käfern die Athembewegungen auf das Abdomen beschränkt sind, wenigstens bei dieser allgemeinen Fassung, nachgewiesen worden ist; können wir daran gehen, die Centren für diese Bewegungen aufzusuchen.

Digitized by Google

Vom Cephalo-Prothoraxsegment wissen wir bereits, dass es auch nach seiner Abtrennung längere Zeit fortlebt und athmet, einer genauen Lokalisation des Centrums der Athembewegungen für diesen Körpertheil, ob oberes ob unteres Schlundganglion, allein oder in Combination mit dem Prothoraxganglion, setzen sich wenigstens bei den Cucuyo's unüberwindliche Schwierigkeiten entgegen. Trennt man nämlich auch noch den Kopf vom Prothorax, so erlischt zwar das helle Licht der Brustorgane in wenigen Sekunden, weil durch den Wegfall der Saugwirkung vom Kopftheil des Darmrohres eine lebhafte Respiration ausgeschlossen wird, man kann aber, wie wir später sehen werden, durch Application von Wechselströmen auf die Schnittflächen des Prothorax das helle Licht sofort wieder hervorrufen, ja man beobachtet an sehr kräftigen Thieren auch eine spontane, sehr merkliche Verstärkung desselben, welche immerhin auf eine wenn auch unvollkommene Athmung des isolirten Prothorax hinweist.

Das isolirte Meso-Metathoraxsegment führt, wie man sich bei einiger Geduld überzeugen kann, ebenfalls Athembewegungen aus und selbst am abgetrennten Abdomen kommen dieselben, wenn auch sehr selten, zur Beobachtung. Regelmässige, denen am unverletzten Thiere gleichende Respirationsbewegungen führt das Abdomen nur aus, wenn seine Verbindung mit dem Metathorax erhalten ist, sodass man, freilich in eingeschränktem Sinne, mit Faivre das Metathoraxganglion für das Centrum der Athembewegungen bei den Käfern erklären kann. Dieses Ganglion innervirt die für die Abdominalrespiration wenigstens bei den Cucuyo's so wichtige Muskulatur zwischen Metathorax und erstem Abdominalring, bei Wegfall dieser Innervation befindet sich das Abdomen in einem vom natürlichen abweichenden Zustande, seine Fähigkeit spontane Athembewegungen auszuführen ist aber keineswegs vernichtet worden.

An dieser Stelle ist nachzutragen, dass, abweichend von dem allgemeinen Verhalten bei Käfern in der Familie der Elateriden, der Mesothorax mächtig entwickelt, dagegen der Metathorax auf einen schmalen Ring reducirt ist. (Beide Flügelpaare entspringen bei dieser Familie vom Mesothorax.) Durchschneidet man einen Cucuyo zwischen Meso- und Metathorax, so verhält sich die hintere Körperhälfte in Bezug auf die Athembewegung ganz wie ein unverletztes Thier, entfernt man nun das schmale Metathoraxsegment,

Digitized by Google

so bleibt das Abdomen zunächst vollkommen ruhig und man muss viel Zeit darauf verwenden, um seine spontanen Athembewegungen zu Gesicht zu bekommen.

Auch die Thätigkeit des Bauchleuchtorgans, wenigstens seine Fähigkeit die volle Leuchtkraft zu entwickeln, hört mit der Abtrennung des Abdomen vom Metathorax auf, man beobachtet dann nur eine zeitweise Verstärkung des nur im dunklen Zimmer wahrnehmbaren, von mir sogenannten „Zellenleuchtens" (siehe weiter unten). Interessant ist es, dass die Verstärkung dieses Lichtes mit grosser Regelmässigkeit um die Stunden auftritt, in denen das unversehrte Thier seine Thätigkeit entwickelt, d. h. in den ersten Nachtstunden, ja man kann diese Erscheinung sogar an dem isolirten ersten Bauchringe constatiren, vorausgesetzt dass derselbe einem kräftigen Thier entnommen ist. Dies ist ein entschiedener Beweis für eine wenn auch noch so unvollkommene respiratorische Thätigkeit. Die physiologische Selbständigkeit der einzelnen Metameren des Käferkörpers geht also viel weiter, als bisher angenommen wurde (Langendorff, Archiv für Physiologie 1883). Sehr instruktiv sind auch die nicht seltenen Fälle, in denen durch die Maden einer kleinen Fliege, welche ihre Eier auf der unteren Körperfläche der Cucuyo's zwischen Pro- und Mesothorax abzusetzen pflegt, die vordere Körperhälfte total zerstört ist, während das Abdomen scheinbar ungestört fortlebt und in gewohnter Weise athmet und leuchtet.

Die Häufigkeit der Respirationen betreffend, ist aus dem Vorhergehenden klar, dass eine einfache Angabe hierüber selbst bei Berücksichtigung der wechselnden äusseren Umstände überhaupt nicht gemacht werden kann, da die drei Hauptabschnitte des Körpers unabhängig von einander und mit sehr verschiedener Häufigkeit respiriren. Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass die Respirationsthätigkeit des Cephalo-Prothorax die lebhafteste ist, dann folgt die Abdominalrespiration, am seltensten respirirt das Meso-Metathoraxsegment.

Bringt man lebende Cucuyo's unter Oel, so werden sie nach wenigen Augenblicken unruhig, lassen nach und nach die im Körper befindliche Luft durch die Stigmen entweichen und verfallen endlich in vollkommene Asphyxie. Jede Spur von Leben scheint dann von ihnen gewichen, selbst das Zellenleuchten der Brustorgane ist erloschen, trotzdem erholen sie sich selbst nach zweistün-

Digitized by Google

digem Aufenthalt unter Oel an der Luft wieder vollkommen; ehe noch die geringste Bewegung der Extremitäten möglich ist, fangen ganz allmählich die Brustorgane erst schwach, dann immer stärker zu leuchten, viel später erfolgen Abdominalrespirationen; die grössere Zähigkeit und Lebensenergie kommt also den vordersten Körpersegmenten zu.

IV. Ueber den feineren Bau der Leuchtorgane.

Während die Struktur der Leuchtorgane europäischer Lampyriden schon seit längerer Zeit Gegenstand der Untersuchung gewesen ist, sind in Bezug auf die leuchtenden Elateren des tropischen Amerikas meine Angaben (l. c.) und die mit denselben im Wesentlichen übereinstimmenden von Robin (Comptes rendus, T. 77, No. 8) bisher, so viel ich weiss, die einzigen geblieben. Ich hatte seiner Zeit mir den betreffenden Band der Comptes rendus kommen lassen, habe denselben aber leider auf einer meiner Reisen eingebüsst und bin daher, was die Arbeit Robin's betrifft, einzig und allein auf das kurze Referat in Hofmann-Schwalbe's Jahresbericht angewiesen. Meine früher gemachte Angabe, dass bei den Cucuyo's gerade wie bei den Lampyriden (Kölliker, Max Schultze) nur die nicht leuchtende Schicht Harnsäure enthalte, muss ich vollkommen aufrecht erhalten und bezüglich des angeblichen Fettgehalts dieser Schicht kann ich nur bemerken, dass ich mich bisher von demselben nicht habe überzeugen können. Auf die wirklich zwischen beiden Arten von Leuchtorganen bestehenden Unterschiede habe ich schon früher hingewiesen und namentlich die grössere Resistenz und in Folge dessen die leichtere Isolirbarkeit der Leuchtzellen bei den Cucuyo's, das vollkommene Fehlen von Tracheenendzellen und den innigen Zusammenhang der Tracheen mit den Leuchtzellen betont und zugleich bemerkt, dass wenigstens bei dem ausgebildeten Cucuyo die Urate in der nicht leuchtenden Schicht nicht wie bei den Lampyriden in Zellen eingeschlossen sind, sondern ziemlich regelmässig angeordnete, meist kuglige und die Leuchtzellen an Grösse übertreffende Massen bilden. Die von mir in den letzten Jahren angestellten Untersuchungen gestatten mir, dem früher Mitgetheilten noch manche Details hinzuzufügen.

Noch lebende Leuchtorgane zerzupft man am besten in Käfer-

Digitized by Google

blut, oder in 0,5—0,7 % Kochsalzlösung oder auch sehr vortheilhaft in kalt gesättigter Borsäurelösung; die in doppeltchromsaurem Kali und Alkohol erhärteten Organe eignen sich, in Flemming'sche Transparentseife eingeschlossen, vortrefflich zur Anfertigung von Schnitten, welche beliebig gefärbt werden können. Die Anwendung der Oxalsäure sowohl in wässriger als alkoholischer Lösung hat mir keine befriedigenden Resultate ergeben.

Indem wir uns nun zur Betrachtung

a) der leuchtenden Schicht

wenden, muss gleich anfangs hervorgehoben werden, dass meine früher gegebene Schilderung der Leuchtzellen nur für die schon abgestorbenen gilt, während ich das Verhalten der noch lebenden erst in letzter Zeit kennen gelernt habe. Die abgestorbenen Zellen bestehen aus einer trüben, sehr feinkörnigen Masse, welche den ohnehin sehr blassen Kern nur undeutlich durchschimmern lässt, die lebenden noch leuchtenden dagegen haben ein vollkommen klares und durchsichtiges Protoplasma, in welchem eine Menge grösserer und kleinerer, meist sehr scharf contourirter Mikrosomata vertheilt ist. Der Kern ist immer excentrisch gelegen und enthält ein oder mehrere Kernkörperchen. Ausserdem zeichnen sich die lebenden Zellen im durchfallenden Licht durch leicht gelbgrüne Färbung aus, welche ebenso wie das bei Lichtabschluss sehr schön zu beobachtende Leuchten gleichmässig auf die ganze Zelle vertheilt ist. Schon hier mag darauf hingewiesen werden, dass der Leuchtprocess mit der Bildung eines gelbgrünen, diffus in den Leuchtzellen verbreiteten Farbstoffs einhergeht, welcher der todten Zelle abgeht, offenbar weil er während des Leuchtens ebenso rasch wieder verzehrt wird, als er entsteht. Wir werden später Mittel kennen lernen, diesen interessanten Farbstoff zu fixiren, der Art, dass ein todtes Leuchtorgan, welches für gewöhnlich ein rein weisses, kalkartiges Aussehen hat, die gelbgrüne Färbung, welche dem leuchtenden Organ bei Beleuchtung durch Tageslicht eigenthümlich ist, beibehält. Dass übrigens auch bei Lebzeiten des Käfers nicht immer alles Pigment verzehrt wird, beweisen die nicht selten in den Leuchtzellen zu beobachtenden Ablagerungen desselben, welche in Form von Körnerhaufen oder unregelmässig gestalteter Schollen auftreten. Die Farbe dieses Pigments ist gelbgrün, dunkelgelb bis rothbraun, was auf eine allmähliche Umwand-

Digitized by Google

lung desselben hindeutet. Auch zwischen den Zellen, frei im Gewebe finden sich derartige Pigmentschollen, über deren Herkunft ich nichts Gewisses angeben kann; vielleicht sind es Reste zerstörter Zellen, vielleicht bleiben sie bei der Umwandlung der Larvenorgane in die Leuchtorgane des fertigen Käfers zurück.

Eine Membran ist an den lebenden Zellen nicht nachzuweisen; die im Protoplasma eingeschlossenen Mikrosomata bestehen niemals aus Fett, wie schon der Umstand beweist, dass sie sich mit Osmiumsäure-Lösung nicht sofort tiefschwarz, sondern erst nach längerer Einwirkung der Säure höchstens leicht bräunlich färben. Die Grösse der Leuchtzellen schwankt zwischen ziemlich weiten Grenzen, diejenigen, welche der das Leuchtorgan nach Aussen abschliessenden feinen und strukturlosen Chitinhaut zunächst anliegen, sind constant die kleinsten. Ihre Gestalt ist eine sehr wechselnde, bald sind sie kuglig, bald zu cylindrischen Zapfen ausgezogen, am seltensten erscheinen sie auf dem optischen Durchschnitt durch gegenseitigen Druck polyedrisch abgeplattet.

Ehe ich nun dasjenige mittheile, was ich über den Einfluss von mehr oder weniger eingreifenden Reagentien auf die Leuchtzellen festgestellt habe, erscheint es zweckmässig, zuerst über die Vorgänge beim Absterben der Zellen in indifferenten Zusatzflüssigkeiten (Kochsalzlösung von 0,5—0,7 %, Eiweisslösung mit der entsprechenden Menge Kochsalz versetzt) zu berichten.

Bei der Herstellung eines Zerzupfungspräparats werden natürlich jedesmal eine Menge Zellen zerstört und man findet dann folgende Formelemente in der Flüssigkeit suspendirt: 1) eine grosse Masse sehr feiner Körnchen, welche sehr lebhafte Molecularbewegung zeigen, 2) grössere und kleinere stark lichtbrechende Kugeln, welche Fetttropfen nicht ganz unähnlich sehen, 3) blasse Kugeln, welche durch Imbibition oft zu beträchtlicher Grösse anschwellen und wenn sie, wie häufig geschieht, bei diesem Vorgang zahlreiche kleine Körnchen in sich aufgenommen haben, Körnchenzellen sehr ähnlich sehen. Während in der unverletzten, aber abgestorbenen Zelle die Körnchen keine Molecularbewegung zeigen, ist dies in den blassen Kugeln sehr häufig der Fall; 4) freie Kerne, an denen eine Membran nicht nachzuweisen ist. Während des allmählichen Eintrocknens der Zusatzflüssigkeit und bei zunehmendem Druck des Deckgläschens, oder auch bei Anwendung eines Kompressoriums kann man sehr schön das Platzen einzelner Zellen und den Austritt des Zell-

Digitized by Google

inhalts beobachten. Das vorher nur feinkörnig erscheinende Protoplasma löst sich hierbei sofort in die erwähnten Formbestandtheile auf. Dass an der abgestorbenen Zelle eine äussere resistentere Schicht vorhanden ist, wird einmal durch das ruckartige Platzen und dann dadurch bewiesen, dass diese nach Austritt des übrigen Zellinhalts zurückbleibende Schicht durch eintretende Flüssigkeit oft bedeutend ausgedehnt wird. Werden mit dem Wasserstrom gleichzeitig Körnchen und stark lichtbrechende Kugeln eingeführt, so sieht dieses künstlich entstandene Gebilde einer grossen, mit Fetttropfen gefüllten Zelle sehr ähnlich und kann zu Täuschungen Veranlassung geben; im unverletzten Leuchtorgan giebt es weder so grosse, noch mit Fetttropfen gefüllte Zellen. Nur in sehr seltenen Fällen konnte ich schon in der noch intacten Zelle eine Abscheidung dieser Tropfen beobachten, welche übrigens, wie wir bald sehen werden, mit Fett nichts als das starke Lichtbrechungsvermögen gemein haben. Die Anwesenheit einer äusseren festeren, aber sehr dehnbaren Schicht wird auch durch genaue Beobachtung einer Veränderung wahrscheinlich, welche die Leuchtzellen allmählich auch in indifferenten Flüssigkeiten, schneller in destillirtem Wasser oder starken Kochsalzlösungen, am schnellsten bei Einwirkung von 35 % Kalilauge erfahren und welche ihres allgemeinen Vorkommens wegen schon hier besprochen werden soll. Es handelt sich um die schon früher von mir beschriebene, aber in ihrem Wesen damals nicht richtig erkannte strahlige Umwandlung der Leuchtzellen, welche dabei oft ein an Riffzellen erinnerndes Aussehen annehmen. Diese Umwandlung wird durch eine vom Kern als Mittelpunkt ausgehende, radienweise erfolgende Auflösung des Zellleibes bedingt, der Art, dass helle Streifen oder Strahlen mit solchen abwechseln, welche aus feinkörnigem Protoplasma bestehen. Anfangs unterliegt die äusserste Schicht nicht dem Auflösungsprocess, derselbe beschränkt sich vielmehr auf das Innere der Zelle, später aber wird auch die äussere Schicht durchbrochen und damit die Zerstörung der ganzen Zelle eingeleitet. Da die Strahlen vom Kern ausgehen, sind sie an der Peripherie der Zelle breiter als am Ausgangspunkt, weshalb sie als der optische Ausdruck keilförmiger Ausschnitte aus der Zellsubstanz betrachtet werden müssen.

Was ich über den Einfluss von differenten Reagentien festgestellt habe, ist Folgendes:

Digitized by Google

Concentrirte englische Schwefelsäure hellt zunächst die Zellen stark auf, dann werden dieselben rasch gelöst; die zuerst hierdurch frei gewordenen Körner verschwinden ebenfalls schnell, nur die bekannten stark lichtbrechenden Tropfen widerstehen der Auflösung und sind noch nach $1^1/_2$stündiger Einwirkung der Säure unverändert. Zuletzt besteht ein solches Präparat nur noch aus den reichen Tracheenverzweigungen und den erwähnten Tropfen. Aus diesen wie aus vielen anderen Beobachtungen ergiebt sich, dass ausser Körnern und Tropfen noch ein drittes Zersetzungsproduct des Protoplasmas vorhanden sein muss, durch dessen im vorliegenden Falle fast momentane Auflösung die Körnchen und Tropfen befreit werden. Setzt man die concentrirte Säure vorsichtig zu einem in Zuckerlösung hergestellten Präparat, so kann man eine rosenrothe Färbung der noch sichtbaren Zellen beobachten, doch lösen sich dieselben rasch zu einer rothen Flüssigkeit auf.

Bei Anwendung einer Säure von 2% kann man die Veränderungen sehr bequem beobachten; ausser starker Aufhellung lassen dieselben lange Zeit nichts Abnormes erkennen; in einigen erscheint das Protoplasma in verschiedene Portionen ballenartig vertheilt.

Nach stundenlanger Einwirkung von 5% Kochsalzlösung, in einem Falle noch nach 21 Stunden, findet man noch viele normal aussehende Zellen, andere haben schon das strahlige Aussehen angenommen.

An einem Präparat, welches 48 Stunden in 10% Kochsalzlösung gelegen hatte, waren freie Körnchen und Tropfen nicht aufzufinden, die noch erhaltenen Zellen zum Theil ziemlich normal, stark aufgehellt, mit sehr deutlich sichtbarem Kern, zum Theil strahlig verändert. Körnchen sowohl als Tropfen werden also durch Kochsalz gelöst, die letzteren aber schneller und vollkommener.

Verdünnte Kalilaugen lösen die Zellen vollständig auf unter Zurücklassung der Tracheen, in starken Laugen von 33—35% lassen sich die Zellen sehr leicht isoliren, viel leichter als bei irgend einer anderen Behandlungsweise. Körner und Tropfen erhalten sich auch noch nach 24stündiger Einwirkung, die Körner zeigen aber keine Molecularbewegung. Für das Studium der Beziehungen der Zellen zu den Tracheen leisten die starken Kali-

Digitized by Google

lösungen vortreffliche Dienste. Sehr leicht gelingt es ganze Zellenreihen, welche an je einem Tracheenast haften, zu isoliren, an einzelnen, vollkommen aus dem Zusammenhang gelösten Zellen wird man Bruchstücke von Tracheen nie vermissen. Dass die strahlige Umwandlung in starken Laugen sehr rasch eintritt, ist schon erwähnt worden.

In 2 % Lösung von Natr. carbonic. werden die Zellen erst aufgehellt und dann allmählich gelöst, nur die Tropfen bleiben unversehrt.

Die Osmiumsäure, durch welche Max Schultze bei den Lampyriden so schöne Resultate erzielte, leistet zur Aufklärung der Structur der Leuchtorgane bei den Cucuyo's wenig, fehlen bei diesen doch die Tracheenendzellen vollständig. Die Leuchtzellen selbst werden durch die verdünnte Säure nur nach längerer Einwirkung leicht gebräunt, stärkere Concentrationen derselben von 1—2 % färben zwar allmählich für das blosse Auge die leuchtende Schicht schwarz, die mikroskopische Beobachtung aber lässt den bedeutenden Unterschied der Färbung von der der nicht leuchtenden Schicht erkennen. Letztere wird nämlich auch von $^1/_{10}$ % Lösungen augenblicklich braun und später tief schwarz gefärbt. Die so oft erwähnten Tropfen werden stärker und schneller gebräunt als die Körnchen, zeigen aber niemals die tiefe, fast augenblicklich eintretende Schwärzung, welche man an Fetttropfen beobachtet.

Für die Erkenntniss des Zusammenhanges von Leuchtzellen und Tracheen leistet die Osmiumsäure gute Dienste, steht aber doch der starken Kalilauge nach. Indem wir uns nun zu der Erörterung dieser interessanten Frage wenden, sei daran erinnert, dass die gröberen Tracheen zunächst in die nicht leuchtende Schicht eindringen, um von hier aus mit immer feiner werdenden Verzweigungen in die leuchtende Schicht auszustrahlen. Ihr Ende finden sie, wie ich mich auf das Bestimmteste überzeugt habe, in den Leuchtzellen selbst. Auch auf ihrem ganzen Wege durch die leuchtende Schicht werden sie von Leuchtzellen begleitet, welche in Folge dessen eine Anordnung in Reihen zeigen. Nicht selten sieht man, dass eine solche Zellenreihe von mehreren Tracheen durchsetzt wird; auch verlassen die letzteren häufig eine Reihe, um schlingenförmig in eine benachbarte einzubiegen. Dass es sich hierbei nicht um ein einfaches Nebeneinander von Zellen und

Digitized by Google

Tracheen handelt, dass vielmehr die ersteren von den letzteren wirklich durchsetzt werden oder, wie ich mich früher ausgedrückt habe, ähnlich wie Perlen auf eine Schnur auf die Tracheen aufgereiht sind, darüber lässt die genaue Beobachtung nicht den mindesten Zweifel. An Zerzupfungspräparaten, am besten an in Osmiumsäure oder starker Kalilösung hergestellten, findet man eine Masse von Zellen, an, oder besser gesagt, in welchen Bruchstücke von Tracheen haften. Dass wirklich das Tracheenfragment die Zelle durchdringt, folgt daraus, dass dasselbe bei kleinen Verschiebungen des Focus gleichzeitig mit dem Zellenkern am schärfsten sichtbar wird, während bei Einstellung auf die Oberfläche der Zelle seine Umrisse an Schärfe verlieren.

Die Versuche, eine vollkommenere Einsicht in den Gesammtverlauf der Tracheen, als Schnitte gehärteter Leuchtorgane gewähren, zu gewinnen, haben bisher nicht zu befriedigenden Resultaten geführt, und doch wäre eine solche Einsicht sehr erwünscht, da, wie wir später sehen werden, gewisse Erscheinungen bei dem Beginnen und Aufhören des Leuchtens nur von einer ganz bestimmten Anordnung der Tracheen abhängen können. Ich hatte gehofft, die Leuchtzellen durch Schwefelsäure oder Kalilösung unter Zurücklassung der Tracheen auflösen zu können, bin aber, wie gesagt, bis jetzt nicht damit zum Ziele gekommen.

Nerven habe ich in der leuchtenden Schicht nicht auffinden können, doch hoffe ich über diesen Gegenstand noch völlig in's Reine zu kommen, seitdem ich mir kürzlich eine Quantität Chlorgoldkalium verschafft habe.

b) Die nicht leuchtende Schicht.

Die nicht leuchtende Schicht bildet einen dünnen Belag auf der inneren Fläche des Leuchtorgans; sie wird von Tracheen und meist kugligen, seltener unregelmässig gestalteten Massen gebildet, welche nicht wie die Leuchtzellen eng an einander liegen, sondern durch oft beträchtliche Zwischenräume von einander getrennt sind, dabei aber doch eine Anordnung in einander parallele Reihen erkennen lassen. Da beide Schichten eines Leuchtorgans durch die Tracheen innig mit einander verbunden sind, ist eine mechanische Trennung derselben nicht möglich, doch erkennt man an gelungenen Schnittpräparaten, dass sie nicht allmählich in einander übergehen, sondern sehr scharf gegen einander abgesetzt sind.

Digitized by Google

Kölliker wies für die europäischen Lampyriden nach, dass die genannten Massen wesentlich aus Uraten bestehen und in Zellen eingeschlossen sind. Die mit der Harnsäure verbundene Base konnte weder er noch Max Schultze feststellen; letzterer vermuthete Ammoniak. Das Urat ist in Form von Körnchen, welche das Licht deutlich doppelt brechen, abgelagert. Max Schultze nannte diese Zellen im Gegensatz zu den Leuchtzellen — Uratzellen.

Bei den Cucuyo's bestehen die kugligen oder unregelmässigen Massen ebenfalls aus Uraten, dieselben lassen aber nur sehr selten eine körnige Structur erkennen, sondern sind meistens aus Krystallspiessen zusammengesetzt, welche bei Behandlung mit starker Kalilauge noch deutlicher hervortreten. Hin und wieder gelingt die Aufhellung dieser Krystallkugeln, welche die Leuchtzellen meistens bedeutend an Grösse übertreffen, nicht vollständig, weil dieselben von einem hartnäckig haftenden braunen Farbstoff imprägnirt sind. Ein anderer wesentlicher Unterschied in dem Auftreten der Urate bei den Cucuyo's von dem bei den Lampyriden beobachteten besteht darin, dass dieselben bei ersteren nicht in Zellen eingeschlossen, sondern frei zwischen den Tracheenstämmen abgelagert sind. Für den ausgebildeten Käfer muss ich dies auf das Bestimmteste behaupten, lasse aber dahingestellt, ob bei den Larven, die ich mir leider noch nicht habe verschaffen können, die Ausscheidung der Urate anfänglich in Zellen erfolge, welche später bei dem Wachsen der krystallinischen Massen zerstört werden.

Was die mit der Harnsäure verbundene Basis betrifft, ist es leicht zu beweisen, dass dieselbe bei den Cucuyo's nicht Ammoniak ist: Man kann von vier bis fünf grossen Leuchtorganen bequem mit einer feinen Scheere soviel von der Uratschicht entnehmen, dass nach Zusammenreiben dieser Masse mit Kalkhydrat bei Zusatz von zwei Tropfen Wasser und gelindem Erwärmen die Anwesenheit von Ammoniak sich füglich durch die Bildung weisser Nebel bei Annäherung eines mit Salz- oder Essigsäure befeuchteten Glasstabes verrathen müsste; dies ist aber nicht der Fall. Im VII. Bande des Pflüger'schen Archivs (S. 365 u. 366) habe ich die Resultate einer Aschenanalyse von 186 Bauchleuchtorganen mitgetheilt und daselbst wahrscheinlich gemacht, dass Kali und Kalk die mit der Harnsäure verbundenen Basen seien.

Was die intensive und schnell auftretende Schwarzfärbung

Digitized by Google

der Uratschicht durch Osmiumsäure betrifft, so lag der Gedanke nahe, dieselbe von einer Reduction der letzteren durch die Harnsäure der Urate herzuleiten. Untersuchungen über die Einwirkung beider Säuren auf einander liegen meines Wissens noch nicht vor, man kann sich aber auf mikrochemischem Wege leicht davon überzeugen, dass Osmiumsäure selbst bei einer Temperatur von 31—32° C. nicht reducirt wird. Zu diesem Zwecke braucht man nur zu einer kleinen Quantität der nicht leuchtenden Schicht etwas verdünnte Essigsäure zu setzen, unter dem Deckgläschen die Harnsäure auskrystallisiren zu lassen und nun vorsichtig $^1/_5$ % Osmiumsäurelösung hinzuzufügen; man sieht dann sofort, dass die Harnsäurekrystalle ungefärbt bleiben, während eine andere nach Essigsäurezusatz in Körnern und unregelmässig gestalteten Schollen auftretende Masse sofort tief schwarz gefärbt wird. Die Natur dieser Substanz ist noch festzustellen, soviel aber kann mit Sicherheit behauptet werden, dass sie nicht aus einem der gewöhnlich im Thierkörper vorkommenden Fette besteht. Sollte sie vielleicht identisch sein mit dem Inhalte der Tracheenendzellen bei Lampyriden, welche bekanntlich nach Max Schultze's Entdeckung durch Osmiumsäure ebenfalls intensiv schwarz gefärbt werden? Uebrigens reducirt diese Substanz auch Lösungen von salpetersaurem Silber fast ebenso energisch wie Osmiumsäure.

Nur in einem Falle als ich lebende Cucuyo's durch den Dampf einer 2 % Lösung von Osmiumsäure getödtet und die Thiere drei Wochen in diesem Dampf belassen hatte, fand ich die nicht leuchtende Schicht eines Bauchleuchtorgans in ein Conglomerat grosser schöner Krystalle verwandelt, deren Form lebhaft an die der Allantoinkrystalle erinnerte.

Nach Innen von der nicht leuchtenden Schicht befindet sich an dem Bauchleuchtorgan eine relativ mächtige Lage von Muskeln, welche von dem Vorderrande der zweiten Bauchschiene entspringen und unzweifelhaft für das starke Leuchten des Organs von Wichtigkeit sind, da sie bei ihrer Contraction die Luft aus den grösseren Tracheenstämmen mit Gewalt in die feinen Verästelungen derselben treiben müssen, zumal wenn gleichzeitig die beiden ersten grossen Bauchstigmen durch ihre Schliessmuskeln fest verschlossen werden.

Von der Bauchhöhle wird diese Muskellage durch eine Schicht von Bindegewebe getrennt, welches von sehr zarten, spindelförmigen, in feine Fasern auslaufenden Zellen gebildet wird.

Digitized by Google

Am Schlusse dieses Capitels sind passend noch einige Thatsachen zu erwähnen, auf deren Erklärung ich aus den schon in der Einleitung angeführten Gründen vorläufig verzichten muss.

In meiner ersten Mittheilung hatte ich schon von der sauren Reaction der leuchtenden Schicht gesprochen, aber nicht gewagt zu entscheiden, ob dieselbe dem normalen Zustande derselben eigenthümlich oder Folge eingetretener Zersetzung sei. Später habe ich mich überzeugt, dass in der That selbst am lebenden Thier die leuchtende Schicht immer sauer reagirt; man braucht nur an einem lebenden Cucuyo nach Entfernung der Flügeldecken durch Umklappen des Hinterleibs nach Oben das grosse Bauchleuchtorgan freizulegen und dessen feine äussere Chitinhülle vorsichtig abzulösen und wird jedes Mal bei sanftem Andrücken eines blauen Lackmuspapiers oder Lackmustäfelchens an die vorquellende leuchtende Masse dasselbe sich deutlich roth färben sehen. Die Natur dieser Säure ist noch unbekannt.

Ferner ist gewiss sehr interessant, dass die beim Herauspräpariren oder Zerschneiden von Leuchtorganen benutzten stählernen Pincetten, Scheeren und Messer sich rasch intensiv schwarz färben; auch die Kupferdrahtelectroden, welche bei Versuchen über die Wirkung des constanten Stromes auf die Leuchtorgane gebraucht werden, färben sich schnell schwarz.

Drittens ist hier der eigenthümliche, an den einer flüchtigen fetten Säure erinnernde Geruch zu erwähnen, der sich beim Zerschneiden von Leuchtorganen deutlich bemerkbar macht.

V. Eingehendere Schilderung der Leuchterscheinungen.

a. Am lebenden Thiere.

Bekanntlich leuchten die Cucuyo's im normalen Verlaufe ihres Lebens nur bei Nacht, aus ihrem Schlaf erweckt leuchten sie aber auch bei Tage, nur erscheint ihr Licht dann natürlicherweise nicht so intensiv. Aber auch an dem schlafenden Cucuyo, vorausgesetzt dass er noch kräftig ist, bemerkt man im dunklen Zimmer ein constantes sanftes Leuchten, welches freilich direct nur an den Prothoraxleuchtorganen beobachtet werden kann, da im Schlaf der Hinterleib fest an den Metathorax angeschlossen verharrt, ein Umstand, welcher die Beobachtung des Bauchleuchtorgans unmöglich macht; erweckt man nun die Thiere, so zeigt sich gleichzeitig mit

Digitized by Google

dem Eintritt von lebhaften Respirationsbewegungen das intensive Leuchten im vollsten Glanze.

Ich unterscheide daher zwei Arten des Leuchtens, welche freilich nur in Bezug auf ihre Intensität verschieden sind: das eine sanfte, am schlafenden Thier und am ausgeschnittenen Leuchtorgan nur im dunklen Zimmer und das intensive, nur am lebenden und kräftig respirirenden Thier zu beobachtende. Ersteres möchte ich Zellenleuchten, letzteres Tracheen- oder Gebläseleuchten nennen, obgleich ich mir wohl bewusst bin, dass in beiden Fällen der Leuchtprocess von den Leuchtzellen ausgeht.

Die Bezeichnung Gebläseleuchten bedarf keiner näheren Begründung; grade wie das schwache Glühen der Kohlen in dem Ofen einer Schmiede durch kräftiges Einblasen eines Luftstromes zur hellsten Gluth gesteigert wird, so wächst auch die Lichtintensität der Leuchtorgane, wenn ihnen vermittelst der Respirationsbewegungen reichlich Luft zugeführt wird. Dagegen dürfte der Ausdruck Tracheenleuchten erst dann verständlich werden, wenn dem Leser die Erscheinungen beim Beginn und beim Aufhören des starken Leuchtens bekannt geworden sind.

In dieser Beziehung verhalten sich die Prothoraxorgane anders als das Hinterleibsorgan. Weckt man einen im dunklen Zimmer schlafenden Cucuyo, so tritt zwar meistens das hellste Leuchten der Brustorgane sehr schnell ein, der Beobachter hat aber fast immer Zeit zu erkennen, dass das helle Licht sich von einem Punkt im Centrum des Organs nach der Peripherie desselben ausbreitet, während beim Erlöschen des Lichtes, sobald der Käfer wieder in Schlaf verfällt, entweder sich das Centrum des Organs zuerst verdunkelt und an der Peripherie für längere Zeit einige leuchtende Punkte sichtbar bleiben oder umgekehrt. An dem Bauchleuchtorgan beginnt das helle Leuchten von den beiden abgerundeten Seitenecken der Leuchtplatte, verbreitet sich blitzschnell längs der horizontalen und verticalen Furche derselben, bis zuletzt die ganze Platte in gleichmässig hellem Lichte strahlt. Beim Erlöschen des Lichtes verharrt es am längsten längs der beiden Furchen, eine Kreuzlichtfigur bildend und in den beiden Seitenecken; ausserdem bleiben noch fast regelmässig oben und unten, dicht an den Enden der vertikalen Furche zwei kleine Lichtpunkte bestehen. — Bei der Regelmässigkeit, mit welcher sich die beschriebenen Erscheinungen wiederholen, bleibt nichts

Digitized by Google

anderes übrig, als sie von der Art und Weise, wie die Luft in die Leuchtorgane eintritt und wie sie dort bei Sistirung der Respiration verzehrt wird, herzuleiten, oder, kürzer gesagt, sie aus der Vertheilung der Tracheen zu erklären. Daher der Name Tracheenleuchten. Die lebhafte Lichtentwicklung muss logischer Weise in allen den Theilen des Leuchtorgans zuerst erfolgen, welche Tracheenästen von bedeutendem Kaliber am nächsten liegen, und umgekehrt muss sie auch in diesen Theilen am spätesten erlöschen. Diese Ueberlegung war es, welche mir eine genauere Einsicht in den Verlauf der Tracheen im Innern der Leuchtplatten so wünschenswerth erscheinen liess.

Schon in einem der vorhergehenden Abschnitte ist betont worden, dass die drei Leuchtorgane in Bezug auf ihre Leuchtthätigkeit sich sehr verschieden verhalten. Während nämlich die Brustorgane im wachen Zustande des Käfers beständig im hellsten Lichte strahlen, wird das Hinterleibsorgan nur im Fluge in constante Thätigkeit versetzt, während es dagegen beim Herumkriechen und Fressen nur unter bestimmten Umständen in Anspruch genommen wird. Die Beobachtung von in der Rückenlage fixirten Käfern lehrt darüber Folgendes: Oft sieht man, wie bei jeder Respirationsbewegung des Hinterleibes das Organ hell aufleuchtet und zwar kann dies ganz willkürlich sowohl bei der Inspiration als bei der Exspiration geschehen, oder das Organ behält für eine kürzere oder längere Zeit sein helles Licht bei, oder endlich es erfolgen Respirationsbewegungen, ohne von dem Erglühen des Organs begleitet zu sein.

Durch die zuletzt mitgetheilten Thatsachen wird bewiesen: 1) dass das Tracheensystem des Hinterleiborgans gänzlich unabhängig ist von dem der Thoraxsegmente, denn durch Luftaufnahme vermittelst der Thoraxstigmen kann dasselbe nicht zur Thätigkeit angeregt werden, 2) dass aber auch ferner keine Communication zwischen den Tracheen des Leuchtorgans und denen des übrigen Hinterleibs besteht, denn sonst müsste jede Athembewegung des letzteren eine merkliche Verstärkung des Lichtes veranlassen. — Was den Umstand betrifft, dass das Erglühen sowohl im Momente der In- als der Exspiration beginnen kann, ist es ebenfalls nicht schwer, eine befriedigende Erklärung zu geben. Es leuchtet sofort ein, dass, wenn bei der bekanntlich passiv erfolgenden Inspiration die ersten grossen Hinterleibsstigmen geöffnet sind, Luft

Digitized by Google

in die Tracheen des Leuchtorgans eintreten muss, welche, vorausgesetzt, dass die Stigmen offen bleiben, bei der nächsten activen Exspiration zum grossen Theil wieder ausgetrieben wird. Wir sehen dann bei jeder Inspiration helles Aufleuchten des Organs, bei jeder Exspiration, je nach der Energie derselben, mehr oder weniger bedeutende Schwächung des Lichts. Schliesst umgekehrt der Käfer seine ersten Bauchstigmen, so kann bei der Inspiration keine Lichtentwicklung stattfinden, wohl aber bei der Exspiration, weil alsdann durch den auf das Leuchtorgan nothwendiger Weise ausgeübten Druck die in den weiteren Tracheenstämmen noch befindliche Luft mit Kraft in die feinen Tracheenverzweigungen gepresst wird. Wie schon oben bemerkt, spielen hierbei die auf der Innenseite des Organs gelagerten Muskeln wahrscheinlich eine wichtige Rolle. Hält der Käfer die Stigmen der Platte längere Zeit geschlossen, so braucht bei keiner Respirationsbewegung helles Leuchten einzutreten, wohl aber kann dasselbe dann noch hervorgebracht werden durch eine anhaltende Contraction der genannten der Leuchtplatte eigenen Muskeln, wie wir es für das constante Leuchten während des Fluges annehmen müssen. Freilich sind beim Flug Respirationsbewegungen des Hinterleibs, welche dann zur Unterhaltung des Leuchtens dienen, als nothwendig vorauszusetzen.

Dass aber in der That die beiden grossen Leuchtplattenstigmen sich nicht bei jeder Inspiration öffnen und bei jeder Exspiration schliessen, davon kann man sich durch direkte Beobachtung an lebenden, ihrer Flügel beraubten Käfer, überzeugen.

Ausser der passiven Oeffnung beim Nachlass der Zusammenziehung der Schliessmuskeln muss man aber bei diesen Stigmen noch eine active, durch besondere Oeffnungsmuskeln bewirkte, unterscheiden, welche vom hinteren seitlichen Rande des Metathorax und von dem löffelförmigen Fortsatz der ersten der zwischen Rücken- und Bauchschienen eingeschobenen Seitenschiene entspringen. — Wir sind jetzt im Stande, die Gründe für die Verschiedenheit der Leuchtthätigkeit der beiden Brustorgane einerseits und des Hinterleibsorgans andererseits vollständig zu übersehen. Während nämlich die Brustorgane kein unabhängiges Tracheensystem besitzen, sondern gleichzeitig mit dem Cephalo-Prothoraxsegment athmen, was nach dem früher Mitgetheilten im wachen Zustande des Käfers ohne Unterbrechung geschieht, geniesst das

Digitized by Google

Hinterleibsorgan das Vorrecht einmal eines vollkommen unabhängigen Luftröhrensystems, ferner eines sehr complicirten Muskelapparats an seinen Stigmen und endlich eines besonderen Muskels, welcher, je nachdem die Stigmen geöffnet oder geschlossen sind, entweder zur Austreibung der Luft bei der Exspiration beitragen oder dieselbe in die feinen Luftröhrenverzweigungen einpressen kann.

Auch was die Verschiedenheit der Lichtentwicklung bei Lampyriden und Elateren betrifft, dürften wir jetzt eine ziemlich wahrscheinliche Hypothese aufstellen können. Die männlichen Lampyriden haben bekanntlich nur ein Bauchorgan, welches je nach der Gattung zwei bis vier Bauchschienen aufgelagert ist; ihr Licht ist im Gegensatz zu dem constanten der Cucuyo's beständig ein intermittirendes; sowohl im Fluge als beim Sitzen und Kriechen blitzt dasselbe bei jeder Inspiration hell auf, um sofort wieder zu verlöschen oder wenigstens an Intensität bedeutend abzunehmen. Wahrscheinlich haben diese Leuchtorgane der Lampyriden kein unabhängiges Tracheensystem und keinen so complicirten Bau der dieselben versorgenden Stigmen; auch ist wahrscheinlich ihr Athemmodus ein von dem der Cucuyo's verschiedener.

Wenn, was diesen Punkt betrifft, unsere Erklärung einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit besitzt, befinden wir uns leider nicht in derselben Lage in Bezug auf die Theilnahme der Tracheenendzellen bei Lampyriden an dem Leuchtgeschäft. Bekanntlich hatte Max Schultze denselben eine wichtige Rolle bei der Lichtentwicklung zugeschrieben, indem nach seinen Beobachtungen das Erglühen des Leuchtorgans von diesen Zellen ausgehen sollte. Für wesentlich gestützt hielt er diese Ansicht durch die von ihm entdeckte Thatsache, dass die Tracheenendzellen der Lampyriden durch selbst sehr verdünnte Lösungen von Ueberosmiumsäure schnell intensiv schwarz gefärbt werden, was eine begierige Sauerstoffaufnahme von Seiten des Protoplasmas dieser Zellen beweist. Unsere Erfahrungen an den Cucuyo's müssen gewichtige Bedenken gegen die Deutung von Max Schultze erwecken. 1) Die Leuchtorgane der Cucuyo's entbehren vollständig der Tracheenendzellen. 2) Ihre Leuchtzellen werden selbst von starken Lösungen der Osmiumsäure nur sehr allmählich gebräunt, nie tief schwarz gefärbt. 3) Bei den Cucuyo's wird grade die nicht leuchtende Schicht ganz in derselben Weise wie die Tracheenendzellen der Lampyriden

Digitized by Google

schon von verdünnten Lösungen der Säure sehr schnell schwarz gefärbt. 4) Das von Max Schultze beobachtete punktweise Auftreten des Lichts, welches er durch Entstehen desselben in den Tracheenendzellen erklärte, muss wahrscheinlich auf dieselbe Ursache zurückgeführt werden, wie die ähnlichen Erscheinungen bei den Cucuyo's, nämlich auf die Vertheilung des Tracheensystems. Untersuchungen an grossen Lampyridenarten, die leider nur sehr schwer zu beschaffen sind, werden über diese Fragen Aufschluss geben.

Indem ich noch einmal auf die Thätigkeit des Hinterleibsorgans der Cucuyo's zurückkomme, sei hier noch bemerkt, dass man dasselbe auch durch Druck auf die Rückenseite des Hinterleibs oder durch das Hinaufschlagen desselben nach der Brust zu zum hellen Leuchten veranlassen kann, welches längere oder kürzere Zeit andauert. Hierbei können zwei Momente zur Geltung kommen, einmal der Druck, welcher die Luft in den Tracheen in Bewegung setzt und ferner reflectorisch ausgelöste Athembewegungen. — Mechanische Reizung ist, wie wir später sehen werden, der wirksamste Reiz für die Leuchtzellen, aber nur wenn er dieselben direkt trifft. Drückt man dagegen am lebenden Thier mit einer Nadel sanft auf die von der feinen unverletzten Chitinhülle bedeckte Vorderfläche des Leuchtorgans, so ist diese Reizung entweder von keinem oder verhältnissmässig geringem Erfolge begleitet.

Was die Beschaffenheit des so wunderbar schönen Lichtes der Cucuyo's betrifft, kann ich darüber Folgendes mittheilen. Bei Nacht oder im dunklen Zimmer strahlen dieselben ein glänzendes hellgrünes Licht aus, welches bei Ausschluss jedes anderen Lichtes einen bläulichen Ton zeigt. Je mehr Gas- oder Lampenlicht vorhanden ist, um so mehr tritt gelbgrüne Färbung hervor, die sich bei hellem Tageslicht in eine fast reine, sehr hellgelbe, mit sehr geringer Beimischung von Grün verwandelt. In der Morgen- und Abenddämmerung, constanter und deutlicher in der ersteren, ist das Cucuyolicht, wenigstens für meine Augen, ein intensiv glänzendes Gelb mit leichter Beimischung von Roth. Im dunklen Zimmer, von Natriumlicht beleuchtet, tritt der gelbe Ton vollständig zurück, dagegen zeigt sich der blaue auffallend verstärkt.

Die Spectralanalyse des Cucuyolichtes habe ich mit Hülfe eines Zeiss'schen Mikrospektroskops ausgeführt. Ein schönes ge-

Digitized by Google

nügend helles Spectrum erhält man schon von einem der Thoraxorgane eines passend auf einer Korkplatte fixirten Käfers. Der Versuch, eine grosse Masse von Käfern, in einem Glasgefäss eingeschlossen, unter Beihülfe einer grossen Sammellinse, zu dem Versuch zu benutzen, ergab wegen der beständigen unruhigen Bewegungen der Thiere kein besseres Resultat. Der erste Forscher, welcher das Licht der Cucuyo's untersuchte, ist Pasteur (Sur la lumière phosphorescente des Cucuyo's. Comptes rendus 1864. II. p. 509). Leider kenne ich diese Arbeit nur nach dem kurzen Referat im Henle-Meissner'schen Jahresbericht und weiss daher nicht, ob ich schon Bekanntes wiederhole. Pasteur hatte ein continuirliches Spectrum gefunden, ob er aber über die Ausdehnung desselben etwas angegeben hat, darüber bin ich, wie gesagt, nicht unterrichtet. Entwarf ich nämlich mit Hülfe des Vergleichungsprismas neben dem Spectrum des Cucuyolichtes das einer Petroleumflamme, so gelang es leicht, durch passende Regulirung dieser Flamme den beiden Spectren den gleichen Grad von Helligkeit zu geben; man bemerkt dann aber, dass im Cucuyospectrum fast genau die Hälfte des blauen Endes fehlt und dass ebenfalls der rothe Theil ein wenig schmäler ist als im Spectrum der Petroleumflamme.

b. Lichterscheinungen an ausgeschnittenen Leuchtorganen und an abgetrennten Körpersegmenten.

Für die Beobachtungen am ausgeschnittenen Leuchtorgan dienten mir, ihrer leichten Präparation wegen, ausschliesslich die grossen Bauchorgane.

Der durch die Präparation nothwendigerweise gesetzte Reiz verursacht ein mehr weniger starkes Leuchten des Organs, welches nach kurzer Zeit abnimmt, bei einzelnen Organen aber in voller Stärke lange Zeit hindurch fortdauert, der Art, dass, wie wir später sehen werden, die Reizbarkeit für den constanten Strom nicht nachweisbar ist. Begreiflicherweise müssen alle hier einschlägigen Beobachtungen im dunklen Zimmer angestellt werden.

Zunächst ist hervorzuheben, dass das sanfte, von mir als Zellenleuchten bezeichnete Licht ausgeschnittener Organe nie den hellgrünen Farbenton des Gebläselichts darbietet, sondern vollkommen dem Lichte leicht geriebenen Phosphors gleicht, auch bemerkt man beim Abnehmen oder Erlöschen des Lichts niemals

Digitized by Google

etwas von den oben am kräftig respirirenden Organ beobachteten Erscheinungen, vielmehr ist Verstärkung oder Schwächung des Lichts, was die verschiedenen Regionen des Organs anbetrifft, an gar keine Regel gebunden. Nur eine Erscheinung ist constant, dass nämlich bei Abnahme des Lichts diese zuerst in der oberflächlichen, unter der feinen Chitinhülle gelegenen Schicht erfolgt, welche dabei ihr durchscheinendes Aussehen mit einem weissen, kalkartigen vertauscht. In der tiefen, der nicht leuchtenden zunächst liegenden Schicht erhält sich das Licht am längsten, offenbar weil der Sauerstoffvorrath wegen der unmittelbaren Nähe der grossen Tracheenstämme hier länger vorhält und auch ein mässiger Gaswechsel durch Diffusion der äusseren Luft leichter von statten geht.

Die Dauer der spontanen Lichtentwicklung in einem ausgeschnittenen Leuchtorgan variirt bedeutend je nach der Lebensfähigkeit des Käfers, welchem es entnommen ist, nach dem Grade der Misshandlung, welche es bei der Präparation erfahren hat und nach dem Grade der Luftfeuchtigkeit. An freier Luft pflegt das spontane Leuchten nach 2—4 Stunden aufzuhören, wobei das Organ austrocknet und zusammenschrumpft, in mit Feuchtigkeit gesättigter Luft, unter einer Glasglocke, kann man dagegen noch nach 12, ja 24 Stunden spontanes Leuchten beobachten.

Dass selbst schon eingeschrumpfte, vertrocknete Organe auf mechanische und manche chemische Reize noch Licht entwickeln, mag hier schon im voraus erwähnt werden.

Ueber die Erscheinungen an abgetrennten Körpersegmenten ist schon in dem Capitel über die Respirationsbewegungen das Wichtigste gesagt worden, hier sei nur noch hinzugefügt, dass bei isolirtem, in feuchter Luft gehaltenem Abdomen sein Leuchtorgan zwei und selbst drei Tage spontanes und mitunter sehr kräftiges Leuchten zeigen kann, ja es findet in einzelnen Fällen dasselbe an dem isolirten ersten Abdominalsegment statt.

VI. Ueber den Einfluss des Nervensystems auf die Lichtentwicklung.

Für die Lampyriden haben alle Beobachter einen deutlichen Einfluss des Willens d. h. also des Centralnervensystems constatirt, die Fragestellung aber, ob dieser Einfluss ein direkter oder ein indirekter sei, findet sich erst bei Brücke (Vorlesungen über Physiologie, 3. Aufl. S. 60).

Digitized by Google

In der That kann man sich das Licht der Leuchtkäfer beherrscht denken von specifischen Leuchtnerven, geradeso wie der Muskel von seinem motorischen Nerven oder eine Drüse durch secretorische Nerven zur Thätigkeit angeregt wird, wobei natürlich Reizbarkeit ohne Nerveneinfluss nicht ausgeschlossen ist, oder wir können uns vorstellen, dass ausschliesslich automatisch oder willkürlich ausgeführte Respirationsbewegungen die Lichtentwicklung vermitteln.

Sehen wir nun, wie weit sich bei den Cucuyo's diese Frage experimentell entscheiden lässt.

Für entscheidende Versuche eignet sich das Bauchorgan viel besser als die Brustorgane, wir beginnen daher mit den hier zu beobachtenden Erscheinungen.

Wenn man einen Cucuyo durch einen durch die Mitte des Mesothorax geführten Schnitt in ein vorderes und hinteres Segment theilt und mittelst sehr feiner Electroden bei letzterem Wechselströme auf den Bauchstrang wirken lässt, so kommen je nach der besonderen Organisation des Käfers zwei grade entgegengesetzte Wirkungsweisen zur Erscheinung; in einer Reihe von Fällen wird das ruhende Bauchorgan zu hellstem Gebläseleuchten angeregt, in anderen Fällen erfolgt im Gegentheil Hemmung des vorhandenen starken Lichts. Giebt es also etwa erregende und hemmende Nerven des Leuchtorgans? Unser Versuch entscheidet diese Frage nicht.

Durchschneidet man den Bauchstrang an der schon im ersten Kapitel angegebenen Stelle, zwischen Metathorax und dem ersten Abdominalsegment, aber möglichst dicht am Metathorax, was nur bei forcirter Aufwärtsbiegung des Hinterleibs möglich ist, und reizt jetzt wieder den Bauchstrang an der Schnittfläche des Mesothorax, so bleibt fast constant jede Lichtentwicklung aus.

Führt man dagegen umgekehrt den Schnitt möglichst nahe an dem oberen Rande des Leuchtorgans, so tritt fast ausnahmslos bei der wie vorhin ausgeführten electrischen Reizung das starke Leuchten sofort hervor.

Was dies sagen will, wird sofort klar, wenn man sich erinnert, dass der Hinterleib der Cucuyo's nur dann kräftige Respirationsbewegungen auszuführen vermag, wenn seine Muskelverbindungen mit dem Metathorax erhalten sind, resp. wenn diese Muskeln innervirt werden. Das Centrum dieser Innervation ist aber

Digitized by Google

das Metathoraxganglion, folglich muss, wenn der Bauchstrang möglichst nahe an diesem Ganglion durchschnitten wird, die Herrschaft desselben über diese für die Respiration unumgänglich nothwendigen Muskeln aufgehoben werden, da bekanntlich die Respirations- oder Seitennerven bei Käfern nicht an den Ganglien, sondern an dem zwischen zwei Ganglien gelegenen Stamme des Bauchstrangs denselben verlassen, und umgekehrt muss bei Durchschneidung möglichst nahe an dem Leuchtorgan in den meisten Fällen noch eine Erregung jener Muskeln bei der beschriebenen Reizung möglich sein. Bei dieser Ueberlegung wurde stillschweigend angenommen, es handle sich nur um solche Fälle, bei welchen die Reizung des nicht an der angegebenen Stelle durchschnittenen Bauchstrangs, Lichtentwicklung und nicht Lichthemmung hervorbringt.

Die eben mitgetheilten Versuche machen nun schon in hohem Grade wahrscheinlich, dass wenigstens bei dem Bauchleuchtorgan die Lichtentwicklung nur von den Respirationsbewegungen und nicht von specifischen Leuchtnerven abhängt, wir können aber noch eine letzte entscheidende Probe auf das Exempel machen, wenn wir den Bauchstrang unverletzt lassen, dagegen aber die Muskulatur und alle übrigen zwischen Metathorax und Abdomen gelegenen Theile möglichst nahe an ersterem durchschneiden. Zahlreiche Versuche haben alle das übereinstimmende Resultat ergeben, dass alsdann Reizung des Bauchstrangs wie oben niemals Lichtentwicklung verursacht. Dieser Versuch entscheidet die vorliegende Frage dahin, dass die Lichtentwicklung des Bauchorgans ausschliesslich unter dem Einfluss der Respirationsbewegungen steht, welche aber nach dem früher Mitgetheilten nicht in zwingender Weise dieselbe hervorzurufen brauchen; dies hängt von dem unter dem Einfluss des Willens stehenden Verhalten der grossen Bauchstigmen und des dem Leuchtorgan aufgelagerten Muskels ab.

Es wird nun keine Schwierigkeit machen, auch die Hemmung des Lichts, welche in einzelnen Fällen bei Reizung des Bauchstrangs stattfindet, zu erklären. Da bei Käfern im Wesentlichen nur die Exspiration eine aktive ist, muss Reizung des Bauchstrangs eine Contraction aller Exspirationsmuskeln hervorrufen und es wird alsdann nur von dem Zustand der Stigmen abhängen, ob Lichtentwicklung oder Lichthemmung eintritt. Ueberwiegen an denselben die Schliessmuskeln, so muss in Folge der Zusammenziehung des dem Leuchtorgan aufgelagerten Muskels und in Folge

Digitized by Google

des überhaupt gesteigerten Druckes in der Bauchhöhle, Lichtentwicklung stattfinden; überwiegen dagegen die Oeffnungsmuskeln, so wird Lichthemmung während der Dauer der Reizung des Bauchstrangs eintreten, weil nun durch die weit geöffneten Stigmen die Luft aus dem Leuchtorgan herausgepresst wird.

Die beschriebenen Versuche, namentlich wenn man die Stelle variirt, an welcher man den Käfer in zwei Segmente theilt, geben auch noch über eine andere Frage Aufschluss. Man kann nämlich den Schnitt auch mitten durch den Prothorax oder sogar dicht hinter dem Kopfe ausführen, und doch werden bei Reizung des Bauchstranges immer dieselben angeführten Erscheinungen auftreten. Da wir aber andererseits wissen, dass das mit dem Metathorax verbundene Abdomen allein ohne Vermittlung der übrigen Metameren im Stande ist, die kräftigste Lichtentwicklung hervorzubringen, so folgt hieraus, dass das Bauchorgan oder besser gesagt die Respirationsbewegungen des Abdomens von zwei Nervencentren beherrscht werden, einmal vom Metathoraxganglion und dann von den Kopfganglien.

Reizung des Bauchstrangs in der Bauchhöhle hat sich immer völlig wirkungslos in Bezug auf die Lichtentwicklung erwiesen.

Nicht so klar liegen die Verhältnisse bei den Brustleuchtorganen. Durchschneidet man den Prothorax möglichst weit nach vorne, so ruft Reizung des Bauchstrangs sofort das hellste Leuchten hervor, setzt man aber die Elektroden seitlich auf die starken, den Prothorax erfüllenden Muskelmassen auf, so kann man nach Belieben entweder das eine oder das andere Organ in Thätigkeit versetzen. Eine isolirte Beobachtung allein der Nervenreizung oder allein der Muskelreizung ist aber an dem Prothorax der anatomischen Verhältnisse wegen unmöglich. Da jedoch nicht abzusehen ist, warum die Brustorgane anderen Gesetzen unterliegen sollen als das Bauchorgan, und da ferner klar ist, dass jede energische Muskelkontraktion im Innern des Prothorax einen Druck auf die Tracheen ausüben und dadurch die in denselben enthaltene Luft in Bewegung setzen muss, so dürfen wir mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass auch die Brustorgane keine specifischen Leuchtnerven besitzen, sondern ebenfalls unter dem Einfluss von Muskelkontraktionen stehen, wobei hier freilich nicht ausschliesslich eigentliche Respirationsmuskeln in Betracht kommen.

Wir können nun am Schluss dieses Kapitels noch ein letztes

Digitized by Google

experimentum crucis anführen. Ist nämlich die Lichtentwicklung bei den Cucuyo's wirklich nur Folge der lebhaften Respiration, ohne dass specifische Leuchtnerven hierbei interveniren, so muss auch ein mechanisches Eintreiben von Luft in die Organe denselben Erfolg haben, als die natürliche Respiration. Der Versuch bestätigt dies vollkommen. Führt man am abgetrennten Cephalo-Prothoraxsegment durch eines der grossen Bruststigmen ein Glasröhrchen ein und bläst kräftig in dasselbe, so erstrahlt das betreffende Organ sofort in hellstem Glanze. Für das Bauchorgan muss man ein sehr fein ausgezogenes Glasröhrchen benutzen, sieht aber dann denselben Erfolg eintreten, das ganze Leuchtorgan erglänzt sofort, woraus geschlossen werden darf, dass die Tracheenstämme, welche an jedem der beiden ersten Bauchstigmen entspringen, sich nicht ausschliesslich in der entsprechenden Hälfte der Bauchleuchtplatte verzweigen.

VII. Ueber Reize, welche auf künstlichem Wege die Leuchtorgane erregen.

Alle diese Reize, ich habe die mechanischen, viele chemische und die elektrischen untersucht, haben das gemeinsam, dass sie immer nur das sogenannte Zellenleuchten, allerdings in sehr wechselnder Intensität, hervorrufen; nur der mit Kraft in die Tracheenverzweigungen eingepresste Sauerstoff vermag das helle Gebläseleuchten anzufachen. Alle hierher gehörigen Versuche müssen daher im dunklen Zimmer und selbstverständlich an ausgeschnittenen Organen angestellt werden.

1. Mechanische Reize.

Mechanische Reize sind von allen die wirksamsten, nur einige chemische stehen ihnen an Wirksamkeit nahe. Ein stundenlang an der Luft gelegenes ausgetrocknetes Leuchtorgan, welches weder spontane Lichtentwicklung mehr zeigt, noch durch den konstanten Strom oder durch die meisten chemischen Reize zu derselben angeregt werden kann, leuchtet noch deutlich, wenn man es mit einer Nadel reizt oder mit den Fingern zerreibt. Die Reizversuche mit der Nadel sind deshalb wichtig, weil sie zeigen, dass mechanische Reizung einen streng auf die gereizte Stelle beschränkten Erfolg hat, dass also keine Fortleitung der Erregung von Leuchtzelle

Digitized by Google

zu Leuchtzelle stattfindet. Auch das mag noch hervorgehoben werden, dass für mechanische Reize keine bemerkbare Latenzperiode besteht.

2. Chemische Reize und Gifte.

Wasser ist eine nothwendige Bedingung für die Lebensfähigkeit der Leuchtorgane; ausgetrocknete Organe leuchten im Wasser, selbst in destillirtem wieder auf und schwach leuchtende lassen eine deutliche Verstärkung ihres Lichtes erkennen.

Um zu entscheiden, ob es das Wasser an sich oder der in demselben aufgelöste Sauerstoff sei, welcher diese belebende Wirkung hervorbringt, kochte ich destillirtes Wasser 1$^1/_2$ Stunden lang, verschloss die Kochflasche fest und brachte nach erfolgter Abkühlung schnell einige nur noch sehr schwach leuchtende Organe hinein und verschloss die fast gefüllte Flasche sofort wieder. Der Erfolg war ein eklatanter, es trat sofort beträchtliche Verstärkung des Lichtes ein, welche durch sanfte Bewegungen der Flasche noch merklicher wurde, offenbar weil alsdann ein mechanischer Reiz dem chemischen hinzukam. Sechs Stunden nachher leuchteten die Organe noch sehr deutlich spontan, nach 12 Stunden waren sie abgestorben. Brunnen- und Flusswasser sind viel stärkere Reize als destillirtes, was auf den Gehalt derselben an löslichen Salzen zurückzuführen ist.

Von Säuren wurden folgende untersucht:

Concentrirte Schwefelsäure in 5% Verdünnung vernichtet ohne vorhergehende Erregung in 2—4 Minuten das Licht vollkommen, in einer Verdünnung von 2,5% reizt sie anfangs sehr stark, das Licht erlischt aber schon nach 5—10 Minuten; bewegt man jetzt sanft die Flüssigkeit, so kann man noch ein erneutes aber schwaches Leuchten erzielen.

Die Salpetersäure der Pharmacopoe ist nur in einer Verdünnung von 0,25% ein sehr schwacher und flüchtiger Reiz, schon Verdünnungen von 0,5% vernichten das Leuchten schnell und vollkommen. Von den Dämpfen der rauchenden Salpetersäure habe ich trotz zahlreicher Versuche niemals eine reizende Wirkung gesehen.

Die Blausäure ist ein heftiges Gift für die Leuchtorgane; man braucht nur ein angefeuchtetes Stück von Cyankalium einem hell leuchtenden Organ zu nähern, um dasselbe in kurzer Zeit er-

Digitized by Google

löschen und absterben zu sehen. Schwach leuchtende Organe werden ohne vorhergehende Reizwirkung getödtet.

Acidum aceticum concentratum in Lösung von 0,5% wirkt nicht als Reiz, die Organe leuchten aber in dieser Lösung noch 3—4 Stunden fort; in Lösungen von 20% leuchten sie 1—2 Stunden.

Die Dämpfe des Eisessigs wirken ebenfalls nicht als Reiz, applicirt man ihn direkt als Flüssigkeit, so vernichtet er die Leuchtfähigkeit augenblicklich.

Chromsäure wirkt in Lösung von 1% als kräftiger aber flüchtiger Reiz, welcher ein gutes Licht während 10—15 Minuten unterhält; noch nach 1 Stunde konnte in mehreren Versuchen ein schwaches Leuchten bemerkt werden.

Borsäurelösung, bei 28° C. kalt gesättigt, ist ein schwacher, aber sehr nachhaltiger Reiz, welcher ein verstärktes Leuchten über 5 Stunden unterhält.

Lösungen von Osmiumsäure wirken in keiner Verdünnung als Reiz, ebensowenig der Dampf der krystallisirten Säure.

Von Alkalien wurden Kali und Ammoniak untersucht.

Kalilösungen von ½—2,5% wirken als kräftige Reize, doch erhalten nur die schwachen Lösungen das Leuchten eine Stunde und mehr, während die stärkeren nach 10—12 Minuten das Licht vernichten.

Ammoniak ist ein kräftiger, aber äusserst flüchtiger Reiz, welcher aber nur bei sehr lebensfähigen Organen seine Wirksamkeit entfaltet. Nähert man einem solchen vorsichtig einen mit Ammoniakflüssigkeit benetzten Glasstab, so erfolgt ein momentanes helles Aufleuchten. Nach 3—5 Minuten Pause kann man häufig den Versuch mit demselben Erfolg wiederholen, ja ich habe ihn einige Male 5 und 6 Mal hinter einander gelingen sehen.

Salze der Alkalien und alkalischen Erden.

Natriumcarbonat in Lösungen von 0,25—0,5% wirkt als kräftiger Reiz. In einem Versuch mit 0,28% Lösung leuchtete das Organ noch nach 6 Stunden sehr gut. Lösungen von 20% wirken nicht mehr als Reiz, schwächen vielmehr das Licht sehr schnell und vernichten es in einer Stunde gänzlich.

Digitized by Google

Natriumnitrat wirkt in Lösungen von 0,25—0,5 % ebenfalls als sehr starker Reiz, Lösungen von 20 % wirken nicht reizend, lassen aber das Licht in ungeschwächter Intensität etwa 10 Minuten lang bestehen, worauf Verminderung desselben eintritt.

Neutrales Natriumphosphat ist eines der wenigen Salze welche in Lösungen von relativ ziemlich bedeutender Concentration (0,5—2 %) als Reiz wirken.

Kaliumhypermanganat wirkt in Lösungen von 1 % als kräftiger, aber sehr flüchtiger Reiz, schon nach 10—12 Minuten findet man das Organ abgestorben. Lösungen von 0,28 % wirken lange nicht so kräftig, erhalten aber das Licht bedeutend länger, bis zu 50 und mehr Minuten.

Carbaminsaures Ammoniak, wenn man es in Substanz einem Leuchtorgan nähert, wirkt auffallender Weise nicht reizend. Sollte vielleicht die mit dem Ammoniak gleichzeitig freiwerdende Kohlensäure die reizende Wirkung des ersteren verhindern?

Magnesiumsulfat wirkt nur in kalt gesättigter oder sehr concentrirter Lösung als schwacher flüchtiger Reiz. Lösungen von 2 % erweisen sich als wirkungslos.

Chlornatrium ist in Lösungen von $^1/_{10}$—1 % ein starker Reiz, am kräftigsten wirken solche von 0,3—0,8 %. Lösungen von 10 % sind wirkungslos.

Chlorammonium ist in Lösungen von 0,5—2 % ein schwacher Reiz.

Chlorcalcium wirkt schwach reizend in Lösungen von 0,5 %, in solchen von 2 % tödtet es in wenigen, etwa 10 Minuten, die Organe.

Cyankalium in Lösung von 2 % wirkt zuerst als starker Reiz, tödtet aber die Organe sehr schnell. In vier Versuchen war dies genau nach 6 Minuten der Fall. Offenbar wirkt dieses Salz zunächst reizend wegen seines Gehalts an Kalium, in kurzer Zeit aber macht sich die vernichtende Wirkung der freiwerdenden Blausäure geltend.

Salze der Schwermetalle.

Sublimat tödtet in Lösungen von 1 % innerhalb 10—20 Minuten, in Lösungen von 0,25 % schwächt er ebenfalls das Licht, dasselbe kann aber bis 6 Stunden überdauern.

Digitized by Google

Silbernitrat wirkt in Lösungen von 0,1 % deutlich als mässiger Reiz und unterhält das Licht bis auf 50 und einige Minuten. Lösungen von 5% vernichten die Leuchtfähigkeit augenblicklich. Dass die nicht leuchtende Schicht der Leuchtorgane Sillbernitratlösungen sehr energisch reducirt, ist schon früher erwähnt worden.

Ferrocyankalium wirkt selbst in sehr verdünnten Lösungen nicht als Reiz, ebensowenig vernichtet es aber das Licht in kurzer Zeit.

Jod in Dampfform reizt nicht, verwandelt aber die Leuchtorgane in 6—8 Minuten in eine braune, schmierige Masse.

Absoluter Alkohol vernichtet die Leuchkraft augenblicklich, während Aether allerdings nicht als Reiz wirkt, aber doch das Licht eine kurze Zeit unverändert bestehen lässt. Der Tod der Organe, welche dabei in eine feste hornartige Masse verwandelt werden, tritt in 4—5 Minuten ein.

Das vom Aether Gesagte gilt auch für das Chloroform.

In Benzin erhält sich sogar das Licht bis zu $^1/_2$ Stunde ganz unverändert, erst in $^3/_4$—1 Stunde tritt der Tod des Organs ein, auch Schwefelkohlenstoff tödtet erst nach einiger Zeit.

In Petroleum erhält sich das Licht stundenlang. In einem vergleichenden Versuche brachte ich von 4 Bauchleuchtorganen eins in eine 0,5 % Kalilösung, ein zweites in 0,1 % Kochsalzlösung, ein drittes in destillirtes Wasser und das vierte in Petroleum. Der Versuch begann $4^1/_4$ des Nachmittags. Nach 1 Stunde 10 Minuten war das Kaliorgan erloschen; ein Viertel vor Sechs leuchtete am hellsten das Kochsalzorgan, am schwächsten das in Petroleum befindliche. Um 9 Uhr Abends war das Kochsalzorgan erloschen, die beiden anderen leuchteten noch wie vorher. Um $11^1/_2$ Uhr Nachts leuchtete nur noch das Petroleumorgan; um 6 Uhr Morgens fand ich auch dieses erloschen. Wunderbarer Weise ist Glycerin ein äusserst heftiges Gift für die Leuchtorgane. Da dieselben auf Glycerin schwimmen, muss der Versuch so ausgeführt werden, dass man ein Organ in ein mit Glycerin gefülltes und in einem dieselbe Flüssigkeit enthaltenden Gefäss umgestürztes Reagensglas aufsteigen lässt. In weniger als einer Minute ist alle Lichtentwicklung vernichtet.

Terpentinöl wirkt genau so wie Benzin.

Digitized by Google

An diese immer noch sehr lückenhaften Untersuchungen über Reize und Gifte mögen noch zwei allgemeinere Bemerkungen geknüpft werden.

1) Ebensowenig wie bei den mechanischen kann man bei den chemischen Reizen ein Latenzstadium wahrnehmen.

2) In vielen Fällen, wo durch Alkalien oder Salze das Leuchten aufgehoben worden ist, kann dasselbe durch rechtzeitiges Auswaschen mit Wasser wieder hergestellt werden.

Nachtrag. Auch dünnes Seifenwasser ist ein sehr wirksamer Reiz.

3. Elektrische Reize.

Ehe ich zu der Schilderung der Wirkung elektrischer Reize auf die Leuchtorgane übergehe, unstreitig der interessanteste, aber für die Deutung der Erscheinungen auch die grössten Schwierigkeiten darbietende Abschnitt meiner Untersuchungen, glaube ich nochmals dem Leser in Erinnerung rufen zu müssen, dass es mir nur mit sehr einfachen Hülfsmitteln zu arbeiten vergönnt war; ein Schlittenapparat ohne Helmholtz'sche Vorrichtung, eine Batterie von 30 kleinen Zink-Kohlenelementen (Spamer's constante Batterie) und ausserdem noch zwei mittelgrosse Daniells und ein Dubois-Reymond'scher Schlüssel bildeten den ganzen mir zu Gebote stehenden Apparat. Rheochord und Boussole, die zur Lösung mancher Fragen so nothwendig gewesen wären, waren für mich unerreichbare Desiderate.

Trotzdem hoffe ich, dass die folgenden Mittheilungen das volle Interesse der Physiologen in Anspruch nehmen werden, da eine Reihe von elektrischen Reizwirkungen, welche am Muskel und Nerven nur mit Hülfe der complicirtesten Apparate nachgewiesen werden können, sich am ausschliesslich zu diesen Versuchen benutzten Leuchtorgan der Cucuyo's ganz bequem mit blossem Auge beobachten lassen. Ich hebe hier namentlich hervor den Ort oder besser gesagt die Elektrode, von welcher die Erregung ausgeht, die Ausbreitung und den zeitlichen Verlauf derselben, und die wenn auch nur annähernd zu bestimmende Dauer des Latenzstadiums.

a) Wirkungen des constanten Stromes.

α) Bei Anwendung unpolarisirbarer Elektroden.

In der ersten Zeit benutzte ich die bekannten inwendig amalgamirten und mit gesättigter Zinksulphatlösung gefüllten Zink-

Digitized by Google

kästchen Dubois-Reymonds, nur musste ich bei dem Mangel geeigneter Thonplatten auf die mit 0,6 % Kochsalzlösung befeuchteten und am äusseren Ende mit Eiweisshäutchen belegten Fliesspapierelectroden zurückgreifen.

Bei den so angestellten Versuchen ergab sich, dass eine erregende Wirkung an der Kathode nur bei sehr starken Strömen (20—30 Elementen) bemerkbar wurde, ferner dass diese Erregung auf die nächste Umgegend der Kathode beschränkt blieb und nicht weiter durch das Organ fortschritt. Bei schwächeren Strömen wurde entweder gar keine Wirkung oder eine deutliche Schwächung des vorhandenen Lichts beobachtet.

Später construirte ich für meinen Zweck passendere Electroden, die ich kurz beschreiben will. An einem zweischenkligen, möglichst scharf umgebogenen Glasrohre wurde der eine Schenkel möglichst kurz abgeschnitten und mit weichem, mit 0,6 % Kochsalzlösung angeriebenem Thon gefüllt, der andere längere Schenkel ist mit gesättigter Zinksulphatlösung gefüllt und dient zur Aufnahme eines amalgamirten Zinkstabes. Auf den kurzen Schenkel wurde nun ein aus weichem, wie oben gesagt, befeuchtetem Thon geformtes, dreiseitiges Prisma so aufgesetzt, dass seine obere Kante in die durch die Längsachse der beiden Schenkel gelegte Ebene fiel. Zwei solche Elektroden wurden mit Kautschuklack in angemessener Entfernung auf einer Glasplatte befestigt. Die Dubois-Reymond'schen Thonstiefelelektroden glaubte ich nicht anwenden zu müssen, um die Druckwirkung derselben auszuschliessen; meine Vorrichtung bietet den Vortheil, dass man ein Leuchtorgan mit der nicht leuchtenden Schicht nach unten über die Elektroden lagern kann, ohne mechanische Einwirkungen hervorzurufen. Hätte ich seiner Zeit die Fleischl'schen Pinselektroden gekannt, so würde ich sicher von ihnen Gebrauch gemacht haben.

Vorversuche überzeugten mich sehr bald, dass auch bei Anwendung dieser Elektroden starke Ströme nothwendig sind, um deutliche Erregungswirkungen hervorzubringen.

Erster Versuch.

30 Elemente, schwach, aber gleichmässig leuchtendes Leuchtorgan.

Kettenschluss während $^3/_4$ Min., allmähliche Abnahme des

Digitized by Google

Lichts, von der Kathode ausgehend, bis auf einen persistirenden leuchtenden Punkt an der An.

$1^1/_4$ Min. nach Oeffnung leuchtet das Organ stärker als vor Beginn des Versuches.

2 Mal wurde mit Ruhepausen von 2 Min. der Versuch mit genau demselben Erfolge wiederholt.

Zweiter Versuch.

30 Elemente, mässig und gerade an der K. sehr schwach leuchtendes Organ.

Schluss 1 Min. lang. Allmähliches Erglühen an der K., welches sich in die intrapolare Strecke fortsetzt, aber sehr bald auf die nächste Umgebung der K. beschränkt bleibt. Licht an der An. sehr merkbar verdunkelt.

Nach Oeffnung nimmt zunächst das Licht an der K. rasch ab, erholt sich aber daselbst und in der intrapolaren Strecke in 1 Min. vollkommen, während die Umgegend der An. dunkel bleibt.

3 Mal wurde der Versuch mit demselben Erfolge wiederholt.

Dritter Versuch.

30 Elemente, Organ in der intrapolaren Strecke sehr gut leuchtend, an den Elektroden finster.

Schluss 1 Min. lang. Fast momentan auftretendes sehr starkes Erglühen der intrapolaren Strecke, welches aber nach $^1/_2$ Min. schon merklich abgenommen hat, nach Oeffnung der Kette schnell weiter sinkt und sich erst nach $1^1/_2$ Min. in mässiger Stärke herstellt, so zwar, dass auch die Berührungsstelle der K. mitleuchtet, während die der An. dunkel bleibt.

4 Min. nachher Kettenschluss 1 Min. lang. Fast sofortiges Erleuchten der intrapolaren Strecke mit Ueberwiegen desselben in der K.-Hälfte und am stärksten an der K. selbst, ohne dass jedoch in diesem Fall das Ausgehen des Erglühens von der K. mit Sicherheit hätte constatirt werden können. Die An.-Hälfte der intrapolaren Strecke hat sich schon nach $^1/_2$ Min. stark verfinstert. Nach Oeffnung des Stromes sinkt auch das Licht an der K. fast augenblicklich sehr bedeutend. — 7 Min. nachher leuchtet die K.-Hälfte des Organs mässig, am stärksten in der Mitte der intrapolaren Strecke, während die An.-Hälfte finster bleibt.

Digitized by Google

Kettenschluss durch 1 Min. Schnell an der K. beginnendes, aber sich nur allmählich entwickelndes Erglühen in der K.-Hälfte, welches sich während der Schlusszeit behauptet, nach Oeffnung des Stromes aber rasch abnimmt. Die An.-Hälfte des Organs ist während dieses Versuches fortdauernd dunkel geblieben.

Vierter Versuch.

30 Elemente, Organ in der Mitte der intrapolaren Strecke am stärksten leuchtend, An.-Ende am dunkelsten.

Kettenschluss durch $^1/_2$ Min. Schnell auftretendes, allmählich steigendes Licht, welches von der K. ausgehend sich in die K.-Hälfte verbreitet, nach Oeffnung des Stromes etwas abnimmt, aber schon $^1/_4$ Min. später in fast unveränderter Stärke hergestellt ist. In der An.-Hälfte während des Versuches keine Veränderung.

4 Min. nachher leuchtet die K.-Seite sehr gut, am stärksten an der K. und an der Mitte der intrapolaren Strecke.

Kettenschluss für $^3/_4$ Min. Sehr starkes Erglühen an der K., während das Licht der intrapolaren Strecke rasch an Stärke verliert. Nach Oeffnen des Stromes nimmt auch das bis dahin constant gebliebene starke Licht an der K. rasch ab, stellt sich aber schon in $^1/_4$ Min. fast vollkommen her. Bei dem Oeffnen der Kette blitzte ein Lichtpunkt an der An. auf.

7 Min. nachher leuchtet die nächste Umgebung der K. stark, die intrapolare Strecke bis an die An. nur mässig, der Lichtpunkt an der An. ist verschwunden.

Schluss der Kette für $^3/_4$ Min. Weder an der K., noch in der intrapolaren Strecke nimmt das Licht zu.

Fünfter Versuch.

30 Elemente, Licht in der intrapolaren Strecke stärker als an den Elektroden.

Kettenschluss für $^1/_2$ Min. Bedeutende Abnahme des Lichts, nach Stromesöffnung erholt sich dasselbe ziemlich schnell in der K.-Hälfte, so dass schon nach $^1/_4$ Min. an der K. sich gutes Licht findet.

4 Min. nachher wurde der Versuch mit demselben Erfolge wiederholt, ebenso 5 Min. später mit nur 20 Elementen. 6 Min. nach Beendigung des letzten Versuches leuchtete die Umgebung der K. gut.

Digitized by Google

Schluss einer Kette von nur 10 Elementen während $^3/_4$ Min.

Nach $^1/_4$ Min. ist eine deutliche Schwächung des Lichts an der K. bemerkbar, welche nach Oeffnung des Stromes sich erst in 1 Min. ausgleicht.

Sechster Versuch.

30 Elemente, halb todter Cucuyo, dessen Brustorgane noch sehr gut, dessen Bauchorgan aber schlecht und fleckig leuchtet.

Kettenschluss während 1 Min. Fast sofort Erglühen an der K., welches sich sehr schnell der ganzen intrapolaren Strecke mittheilt, aber allmählich an Intensität verliert, wobei aber an der K. selbst das Licht am stärksten bleibt. Nach Oeffnung des Stromes nimmt das Licht fast momentan und sehr rapide ab, so dass nach 1 Min. nur noch ein schwach leuchtender Punkt an der K. zu sehen ist. An dieser Stelle stellt sich das Licht auch am schnellsten her, 3 Min. später gutes Leuchten an der K. und mässiges, aber gleichförmiges in der intrapolaren Strecke.

Kettenschluss während 1 Min. Fast sofort verstärktes Leuchten an der K., unmerklich später auch in der intrapolaren Strecke. Weiterhin verlief dieser Versuch ganz wie der vorige.

10 Min. später nur noch an der K. Licht.

Kettenschluss für $^1/_2$ Min. Sofort stärkeres und ausgedehnteres Leuchten an der K., nicht aber in der intrapolaren Strecke. Schon nach $^1/_4$ Min. beginnt das Licht abzunehmen.

Siebenter Versuch.

20 Elemente, ziemlich gut leuchtendes Organ, nur die K.-Umgebung dunkel.

Kettenschluss für 1 Min. Allmähliche, aber sehr deutliche Schwächung des Lichts, nach Stromesöffnung fängt sehr schnell die Umgebung der K. an zu erglühen, ein Glühen, welches in 1 Min. seine grösste Intensität erreicht und sich auch, wenn auch nicht sehr weit, in die intrapolare Strecke fortpflanzt. 2 Min. nach Oeffnung des Stromes glüht stark nur die Umgegend der K. und ein kleiner Theil der K.-Hälfte der intrapolaren Strecke. An der An. während der ganzen Zeit Dunkelheit.

9 Min. später mässiges Licht in der intrapolaren Strecke, etwas stärker an der K.

Stromesschluss 1 Min. lang. Erst nach $^1/_2$ Min. wird Abnahme

Digitized by Google

des Lichts bemerklich, aber trotz Abnahme des Gesammtlichts doch stärkeres Leuchten an der K., welches auch nach Oeffnung des Stromes fortdauert.

8 Min. später mässiges Leuchten der intrapolaren Strecke, am stärksten in der Mitte derselben, die Umgegend der K. schwach leuchtend, der An. finster.

30 Elemente. Kettenschluss 1 Min. lang. Allmählich stärker werdendes Erglühen der K.-Hälfte des Organs, welches nach $^1/_2$ Min. Stromeswirkung langsam, nach Oeffnung der Kette rasch abnimmt und nach 1 Min. schon wieder auf den Anfangszustand reducirt ist.

Achter Versuch.

30 Elemente, sehr schwach und unregelmässig leuchtendes Organ.

Kettenschluss von 1 Min. vollkommen wirkungslos. Der Käfer selbst war anscheinend kräftig.

Neunter Versuch.

30 Elemente, mässig, aber mit Ausnahme einer dunklen Stelle an der K. gleichförmig leuchtendes Organ.

Schluss der Kette für $^1/_2$ Min. Erglühen des ganzen Organs; dasselbe nimmt aber schon nach $^1/_4$ Min. namentlich an der K. ab, nach Oeffnung des Stromes steigert sich die Abnahme rapide und zwar mehr in der K., als der An.-Hälfte. 1 Min. nachher leuchtet das ganze Organ mit Ausnahme der Umgebung der K., welche dunkel ist, schwach.

8 Min. später etwas stärkeres Licht an den Elektroden, intrapolare Strecke schwach leuchtend.

Kettenschluss 1 Min. lang. Kein verstärktes Leuchten an den K., wohl aber ein nach $^1/_4$ Min. beginnendes und nach $^1/_2$ Min. vollendetes Erlöschen des Lichts daselbst, während das An.-Licht unverändert bleibt. Dasselbe Verhältniss besteht noch 3 Min. nach Oeffnung fort.

8 Min. später leuchtet das Organ wieder wie vor dem Versuch.

Zehnter Versuch.

30 Elemente, intrapolare Strecke, namentlich in der Mitte gut leuchtend, die beiden Enden des Organs dunkel.

Digitized by Google

Schluss 1 Min. lang. Nach $^1/_4$ Min. beginnende und nach $^1/_2$ Min. sehr merkliche Abnahme des Lichts in der intrapolaren Strecke. Nach Oeffnung hat sich in $1^1/_2$ Min. das Anfangsverhältniss wieder hergestellt.

2 Min. später wurde der Versuch mit demselben Erfolge wiederholt.

Elfter Versuch.

30 Elemente, stark und gleichmässig leuchtendes Organ.

Schluss $^1/_2$ Min. lang. Geringe Verstärkung des Lichts in der K.-Hälfte des Organs, aber schon nach $^1/_4$ Min. bemerkliche Abnahme des Lichts im ganzen Organ, welche nach Oeffnung noch etwas zunimmt, aber bald wieder einem verstärkten Leuchten Platz macht, doch ist dieses Anfangs auf die K.-Hälfte beschränkt, während die An.-Hälfte erst nach 1 Min. stärker leuchtet und selbst nach 2 Min. noch nicht ihre ursprüngliche Lichtstärke wiedererlangt hat.

1 Min. später erneuter K.-Schluss für 1 Min. Von der K.-Hälfte ausgehendes Erglühen des ganzen Organs, welches schon nach $^1/_4$ Min. und zwar am stärksten in der An.-Hälfte abnimmt. Eine kleine Stelle an der K. bewahrt ein lebhaftes Licht und behauptet auch nach Oeffnung ein Uebergewicht über das übrige Organ, in welchem sich das frühere Leuchten langsam wieder herstellt.

13 Min. nachher ist nach Kettenschluss keine deutliche Wirkung mehr wahrzunehmen.

Zwölfter Versuch.

30 Elemente, sehr grosses, aber schlecht leuchtendes Organ.

Schluss $^3/_4$ Min. lang. Sehr langsames Erglühen der K.-Hälfte, während sich die An.-Hälfte verfinstert, nach $^1/_2$ Min. langsame Abnahme des Lichts auch in der ersteren, in der nur eine Stelle unmittelbar an der Elektrode während der Dauer des Kettenschlusses fortfährt gut zu leuchten. Nach Oeffnung nimmt auch dieses Licht rasch ab und hat auch nach 2 Min. nicht die frühere Helligkeit wieder erreicht. Die An.-Seite des Organs zeigt schon 1 Min. nach Oeffnung ein mässiges aber gleichförmiges Leuchten.

5 Min. später, d. h. 8 Min. nach Oeffnung, befindet sich an der An. eine grosse hellleuchtende Stelle, an der K. eine kleinere und viel schwächer leuchtende, in der intrapolaren Strecke schwaches aber gleichmässiges Glühlicht.

Digitized by Google

3 Min. später ist das Licht an der K. stärker als an der An.

Schluss 2 Min. lang. Langsames Erglühen der K.-Seite, welches aber auch etwas auf die An.-Seite übergreift, daselbst aber schneller und vollständiger abnimmt als in der K.-Seite, in welcher während der ganzen Schlusszeit unmittelbar an der K. ein starkes Licht fortdauert.

Nach Oeffnung der Kette erfolgt fast unmittelbar ein überraschend starkes Aufleuchten der K.-Seite, welches von der K. selbst ausgeht und rasch vergehend einem gleichmässig guten Leuchten dieser Hälfte des Organs Platz macht. An.-Seite fast dunkel.

5 Min. nachher K.-Seite gut leuchtend, während die An.-Seite bis auf die etwas leuchtende untere Schicht derselben (s. o.) dunkel ist.

Kettenschluss wird von fast sofort eintretendem und von der K. ausgehendem starken Erglühen der derselben entsprechenden Hälfte des Organs begleitet und zwar hält sich das Licht während der 2 Min. dauernden Schliessung des Stromes unverändert; nach Oeffnung nimmt dasselbe rasch ab. In der An.-Seite des Organs ist während der ganzen Beobachtungszeit keine Veränderung vorgegangen.

5 Min. nachher leuchtet die K.-Seite mässig, während die An.-Seite dunkel verbleibt.

Schluss $^{1}/_{2}$ Min. lang. Allmähliches Erglühen in der K.-Seite, aber nicht so stark wie im letzten Versuch; dasselbe nimmt nach Oeffnung rasch ab.

Dreizehnter Versuch.

30 Elemente. Sehr hell leuchtendes, bei der Präparation mehr als gewöhnlich mechanisch gereiztes Organ. Es wird daher nach dem Auflegen auf die Elektroden gewartet, bis das Licht bedeutend abgenommen hatte, was 2 Min. in Anspruch nahm.

Schluss $1^{1}/_{2}$ Min. lang. Erglühen von der K. ausgehend und sich in $^{1}/_{2}$ Min. bis nahe an die An. fortpflanzend. Um dieselbe Zeit fängt die intrapolare Strecke an schon bedeutend an Helligkeit abzunehmen, während an der K. die ganze Schlusszeit hindurch starkes Licht fortbesteht. Nach Oeffnung nimmt dasselbe rasch ab, bleibt aber immerhin noch 2 Min. hindurch markirt.

5 Min. nachher leuchtet das ganze Organ mässig.

Digitized by Google

Schluss für $^3/_4$ Min. Aufglühen an der K., welches etwas vor $^1/_4$ Min. seinen Höhepunkt erreicht, während die An.-Hälfte sich allmählich verfinstert. Nach Oeffnung sinkt das Licht an der K. rasch und ist nach 2 Min. kaum noch merklich, während die An.-Strecke sich allmählich erholt und schwach leuchtet.

5 Min. später ist derselbe Zustand wie vor dem Kettenschluss wieder hergestellt.

Vierzehnter Versuch.

30 Elemente, sehr gut und gleichmässig leuchtendes Organ.

Schluss 1 Min. lang. Sehr schnell starkes Erglühen an der K., welches rasch bis zur An. fortschreitet, ohne aber dieselbe zu überschreiten. Nach 2 Min. fängt das Licht an bei den Elektroden abzunehmen, so dass nur noch ein Theil der intrapolaren Strecke mässig leuchtet.

Oeffnung. Sofort erneutes Leuchten an der K. und starke Abnahme des Lichts in der An.-Strecke, so dass nach 2 Min. nur noch die Umgebung der K. leuchtet.

6 Min. nachher besteht noch derselbe Zustand.

Schluss 1 Min. lang. Es wiederholt sich derselbe Ablauf der Erscheinungen, wie bei dem ersten Kettenschluss, nur war das Aufleuchten an der K. nach Oeffnung des Stromes noch viel brillanter.

4 Min. später leuchtet nur die K.-Hälfte des Organs mässig.

Schluss 1 Min. lang. Derselbe Erfolg, nur mit der Variation, dass das schon nach $^3/_8$ Min. abnehmende Leuchten in der ganzen K.-Strecke gleichmässig sinkt. Das Oeffnungsleuchten an der K. war schwächer als in den vorigen Versuchen und erlosch fast sofort. 1 Min. nachher fängt das Licht an sich in der K.-Strecke wieder herzustellen.

Es verdient hier nachgetragen zu werden, dass während des Kettenschlusses sowohl als nach Oeffnung vielfach ein wellenartiges An- und Abschwellen des Lichts beobachtet wird. In schwächerem Grade kann man dasselbe an ausgeschnittenen Organen auch ohne Einwirkung des constanten Stromes beobachten.

Fünfzehnter Versuch.

Gut leuchtendes Organ.

5, 10, 15, 20 Elemente blieben der Reihe nach bei Schluss

Digitized by Google

von $1/2$ Min. vollkommen wirkungslos, bis endlich bei Zuziehung von 25 Elementen der erste Erfolg in Form des Oeffnungsleuchtens an der K. auftrat, ohne dass vorher eine Schliessungserregung stattgefunden hatte.

2 Min. nachher 30 Elemente.

Nach Kettenschluss schnell schwaches Aufleuchten an der K., welches bis zur An. hin fortschreitet, aber schon in weniger als $1/4$ Min. merkbar abnimmt und auf die intrapolare Strecke beschränkt bleibt. Bei der Oeffnung schwaches Erglühen der K.

Ein 2 Min. nachher angestellter Versuch verlief Anfangs in derselben Weise, doch blieb das Oeffnungsleuchten an der K. aus, ja es blieb dieselbe bis 2 Min. nachher so dunkel wie am Ende des Kettenschlusses. In der intrapolaren Strecke hatte sich $1^1/_2$ Min. nach der Oeffnung ein mässiges Licht hergestellt.

5 Min. nachher nur in der intrapolaren Strecke mässiges Leuchten.

Schluss $1/2$ Min. lang. Kein Aufleuchten, wohl aber schon nach $1/8$ Min. sehr starke Abnahme des ohnehin schon schwachen Lichts.

Keine Oeffnungserregung; erst 1 Min. später fängt ein mässiges Licht an sich in der intrapolaren Strecke herzustellen.

Sechszehnter Versuch.

30 Elemente, Leuchtorgan in den tieferen Schichten gut leuchtend, an der Oberfläche dunkel.

Schluss 1 Min. lang. Schwaches Aufleuchten an der K., welches schon in weniger als $1/4$ Min. stark abnimmt. Nach Oeffnung kein Aufleuchten an der K., wohl aber ein langsam ansteigendes und nach $1/2$ Min. schon sehr bemerkbares Erglühen an der An., welches sich 3 Min. lang fast unverändert erhält. Während dessen hat sich im übrigen Theil des Organs das anfängliche Licht wieder hergestellt.

Nachzutragen ist, dass die An. während des Schlusses finster geworden war.

5 Min. nachher gleichmässiges Leuchten in den unteren Schichten des Organs.

Schluss 1 Min. lang. Sehr schnelles Aufblitzen an der K., welches sich in die K.-Hälfte des Organs verbreitet, während die An.-Hälfte sich sichtlich verfinstert.

Digitized by Google

Nach $^1/_2$ Min. sehr merkbare von der Mitte der intrapolaren Strecke nach der K. fortschreitende Abnahme des Lichts, welches auf die nächste Umgebung derselben beschränkt bleibt.

Oeffnung. $^1/_2$ Min. nachher erscheint ein hell glühender Punkt an der An., welcher sich 2 Min. lang erhält. Schon 1 Min. nach Oeffnung hatte sich die ganze An.-Hälfte des Organs erholt und leuchtete ebenso als die K.-Hälfte.

5 Min. nachher mässiges Licht in den tieferen Schichten des Organs.

Siebzehnter Versuch.

30 Elemente, mässig leuchtendes Organ, die K.-Hälfte etwas stärker leuchtend als die An.-Hälfte.

Schluss 1 Min. lang. Schwaches Aufleuchten an der K., welches ebenso rasch vergeht als es entstanden ist. $^1/_2$ Min. nach Schluss entwickelt sich von Neuem ein glänzender Lichtpunkt an der K., welcher allmählich an Grösse und Helligkeit zunimmt, bis er fast die ganze intrapolare Strecke eingenommen hat; während dessen ist die nächste Umgebung der An. fast finster geworden.

Etwa 2 Min. nach Oeffnung entwickelt sich ein schwacher Lichtpunkt an der An.

4 Min. später leuchtet das ganze Organ gut mit Ausnahme der extrapolaren Strecke der An.-Hälfte, die K.-Hälfte zeigt aber das glänzendere Licht.

Schluss 1 Min. lang. Schon vor $^1/_8$ Min. macht sich eine rasch fortschreitende Abnahme des Lichts im ganzen Organ bemerkbar, welcher $^1/_2$ Min. nach Oeffnung eine allmähliche Restitution desselben folgt, die in 2 Min. fast vollendet ist.

Derselbe Versuch wurde jetzt mit ganz demselben Erfolge wiederholt.

5 Min. nachher leuchtet nur die K.-Hälfte gut, während die An.-Hälfte finster ist.

Schluss 1 Min. lang. Fast augenblicklich starke Abnahme des Lichts, die sich jedoch nicht bis zum völligen Erlöschen steigert. $^1/_2$ Min. nach Oeffnung erscheint zuerst ein Lichtpunkt an der K., und schon nach 1 Min. hat sich das Licht in der ganzen K.-Hälfte wieder hergestellt.

4 Min. nachher wird der Versuch mit demselben Erfolge wiederholt.

Digitized by Google

Achtzehnter Versuch.

30 Elemente, ausserordentlich stark und gleichmässig leuchtendes Organ.

Schluss 1 Min. lang. Nur unbedeutende Steigerung der ja ohnehin fast maximalen Lichtstärke an der K., während das Licht der übrigen Theile des Organs unverändert fortbesteht.

Nach Oeffnung des Stromes nimmt das Licht schnell bedeutend ab, hat sich aber nach $1^1/_2$ Min. in der K.-Hälfte in mässigem Grade wieder hergestellt, während sich in der An.-Hälfte auch 2 Min. nach Oeffnung noch keine Veränderung der Lichtintensität zeigt.

5 Min. nachher unter gleichbleibender Lichtvertheilung Kettenschluss für 1 Min. Fast momentan starkes Erglühen an der K., welches sich rasch bis in die Mitte der intrapolaren Strecke fortpflanzt, aber schon $^1/_2$ Min. nachher an Intensität abnimmt.

Nach Stromesöffnung nimmt das Licht sehr rasch, beinahe bis zum völligen Erlöschen ab, fängt aber schon nach $^1/_2$ Min. an sich in der K.-Hälfte herzustellen, während kurz vorher ein ziemlich starker Lichtpunkt an der An. sichtbar geworden ist.

7 Min. nachher wurde festgestellt, dass einzelne, möglichst rasch ausgeführte Schliessungen mit sofortiger Oeffnung vollständig erfolglos waren. Selbst 8maliges Schliessen in $^1/_4$ Min. war wirkungslos. Bei 180 Schliessungen in 1 Min. war der Erfolg derselbe wie der des constanten Stromes.

Die Schliessungen wurden in diesem Fall mit der Hand an einem in den Hauptkreis eingeschalteten Quecksilberschlüssel, bei den anderen Versuchen auch durch Oeffnung eines in einer guten Nebenschliessung eingeschalteten Dubois-Reymond'schen Schlüssels hergestellt.

Neunzehnter Versuch.

30 Elemente, Organ sehr stark leuchtend, namentlich an den Elektroden. Es wird 1 Min. gewartet, bis das Licht etwas abgenommen hat.

Schluss 1 Min. lang. Rasches Erglühen an der K., welches schon in weniger als $^1/_4$ Min. bemerkbar abnimmt, während in der An.-Hälfte des Organs eine zwar deutlich erkennbare, aber doch viel geringere Abnahme des Lichts stattfindet.

Digitized by Google

Nach Oeffnung noch schnellere Abnahme des Lichts in der K.-Hälfte, während die An.-Hälfte in unveränderter Weise fortleuchtet. 1 Min. später hat sich das Licht in der K.-Hälfte ziemlich wieder hergestellt.

Nun werden $^1/_2$ Min. lang rasche Schliessungen ausgeführt (etwa 160 auf die Min.). Sofort starke Abnahme des Lichts an der K. Im Uebrigen wie vorher.

5 Min. nachher leuchtet die K.-Hälfte sehr gut, die An.-Hälfte nur sehr schwach.

Schluss 1 Min. lang. Fast sofort Abnahme des Lichts bis beinahe zum Erlöschen in der K.-Hälfte, während in der An.-Hälfte nur viel allmählichere Abnahme desselben erfolgt.

1 Min. nach Oeffnung fängt das Licht sich in der K.-Hälfte herzustellen an und nach 3 Min. leuchtet dieselbe wieder sehr stark, während die An.-Hälfte nur wenig an Lichtstärke gewinnt.

Es wird nun der Versuch mit genau demselben Erfolge wiederholt.

Zwanzigster Versuch.

30 Elemente, K.-Hälfte des Leuchtorgans etwas an Helligkeit überwiegend.

Schluss. Sofort sehr helles Aufleuchten an der K., welches sich rasch durch das ganze Organ fortpflanzt, wobei aber immer die K.-Hälfte an Helligkeit überwiegt. $^1/_2$ Min. nach Schluss nimmt das Licht überall ab, erhält sich aber in der K.-Hälfte über dem Anfangslicht.

Nach der Oeffnung (1 Min. nach Schluss) nimmt die Intensität des Lichts in der K.-Hälfte noch weiter ab, ist aber schon nach 1 Min. bis auf den Grad bei Anfang des Versuchs hergestellt.

$^1/_2$ Min. nach Oeffnung hat sich ein kleiner Lichtpunkt an der An. gebildet. 3 Min. nachher während 1 Min. 120 Schliessungen. Sofort starkes Aufleuchten an der K., welches etwas vor $^1/_2$ Min. abnimmt, sich aber während der Versuchszeit in mässigem Grade erhält. Nach Beendigung des Versuchs sinkt das Licht bedeutend unter die Anfangsintensität, hat sich aber schon nach 1 Min. vollkommen wieder hergestellt.

8 Min. später wird der Versuch mit demselben Erfolge wiederholt. 3 Min. nachher Schluss der Kette für $1^1/_2$ Min. Sofort sehr starkes Aufleuchten an der K., welches sich rasch durch die K.-

Digitized by Google

Hälfte, langsam bis zur An. fortpflanzt, aber schon nach 1 Min. deutlich abnimmt.

Nach Oeffnung erfolgt ein kurzes Aufleuchten an der K., hierauf rapide Abnahme des Lichts, die sich in der An.-Hälfte des Organs beinahe bis zu völliger Verfinsterung steigert. Auch noch 3 Min. nachher verharrt die An.-Hälfte in demselben Zustand, während in der K.-Hälfte sich das Licht schon nach 1 Min. beinahe wieder hergestellt hat.

Einundzwanzigster Versuch.

30 Elemente, Organ an beiden Enden stärker leuchtend als in den mittleren Parthien.

Schluss 1 Min. lang. Helles Leuchten in der intrapolaren Strecke, welches nach $1/2$ Min. anfängt abzunehmen (auch an den Enden des Organs nimmt das Licht ab), nach Oeffnung in der K.-Hälfte rapid sinkt, während es an der An. unverändert bestehen bleibt. 2 Min. später fängt zuerst an der K., dann in der K.-Hälfte das Licht an sich wieder herzustellen.

5 Min. nachher sehr gutes Licht im ganzen Organ, am hellsten an der K.

Schluss $1/2$ Min. lang. Bis auf die gut leuchtend bleibende K. sehr rasch bedeutende Abnahme des Lichts.

Nach Oeffnung zeigt sich fast sofort ein Lichtpunkt an der An., 1 Min. nach Oeffnung helles Leuchten an der K., welches bald einem mässigen, gleichbleibenden Licht Platz macht. 1 Min. später fängt auch in der An.-Hälfte das Licht sich herzustellen an.

3 Min. später ist das Licht an der K. am stärksten.

Reizung $1/4$ Min. lang mit raschen Schliessungen (120 per Min.). Sofort bedeutende Abnahme des Lichts, welches nach $1/2$ Min. anfängt sich herzustellen. 2 Min. später wird der Versuch mit demselben Erfolge wiederholt.

Zweiundzwanzigster Versuch.

30 Elemente, schlecht leuchtendes Organ, nur die unteren Schichten leuchten schwach und ungleichmässig.

Schluss für $1/2$ Min. Mässiges Erglühen der intrapolaren Strecke, welches nach Oeffnung rasch verschwindet. 1 Min. nachher ist der Anfangszustand hergestellt.

Digitized by Google

3 Min. nachher wurde die Reizung mittelst 120 Schliessungen per Min. $^1/_2$ Min. lang ausgeführt. Erfolg derselbe wie vorher.

Weitere Versuche mit unpolarisirbaren Elektroden wurden nicht angestellt; die hier beschriebenen aber werden genügen, um dem Leser ein Bild aller sich hier darbietenden Erscheinungen zu entwerfen.

Zunächst muss hervorgehoben werden, dass eine erregende Wirkung nur bei sehr bedeutenden Stromstärken eintritt, aber auch dann nur in einem Theil der Versuche, während in anderen Fällen und fast constant bei schwächeren Strömen eine hemmende Wirkung auftritt. Um zu einer Erklärung dieser merkwürdigen Thatsache zu kommen, müssen wir bedenken, dass der Strom gleichzeitig zwei total von einander verschiedene Schichten des Leuchtorgans durchfliesst und 2) müssen wir die Bedingungen für Stromstärke und Stromesdichtigkeit in unseren Elektroden näher in's Auge fassen.

Was den ersten Punkt anbetrifft, erinnern wir daran, dass die untere nicht leuchtende Schicht aus Ansammlungen von harnsaurem Kali und Kalk besteht, welche durch den constanten Strom der Art zerlegt werden müssen, dass an der K. Kali, an der An. Harnsäure frei wird. Mit der Annahme, dass die Elektrolyse der nicht leuchtenden Schicht die Ursache der Erregungen in der leuchtenden Schicht sei, während diese selbst durch den Strom eine Verminderung ihrer Leuchtfähigkeit erfahre, wäre Alles erklärt; wir würden dann den Wechsel der Resultate als den Erfolg des Ueberwiegens der einen oder der anderen Wirkung zu erklären haben.

In der That ist es mir in sehr zahlreichen Versuchen nie gelungen, isolirte Stücke der leuchtenden Schicht, welche deutlich Licht entwickelten und durch mechanische und chemische Reize stark erregt wurden, durch den constanten Strom zu gesteigerter Lichtentwicklung anzuregen. Meine unpolarisirbaren Elektroden waren für diese Versuche nicht geeignet, es wurden vielmehr feine Platinelektroden in Gebrauch gezogen. Trotz dieses scheinbar meine oben gemachte Voraussetzung bestätigenden Resultates möchte ich doch zur grössten Vorsicht mahnen. Wie viele Versuche hatte ich nicht in drei Jahren darüber angestellt, ob nicht durch möglichst kurz dauernde einzelne Schliessungen die Leuchtorgane zu erregen seien oder wie viele aufeinanderfolgende kurze Schliessungen hierzu

Digitized by Google

erforderlich seien, bis ich erst im vierten Jahre auf einige Organe stiess, welche jede, allerdings nur mit der Hand ausgeführte, möglichst kurze Schliessung prompt mit einer freilich rasch vorübergehenden aber sehr deutlichen Lichtentwicklung an der K. beantworteten. Ueber diese Versuche wird weiter unten berichtet werden, hier nur so viel, dass ich durch meine Versuche über Wirkung des constanten Stromes auf isolirte Stückchen der leuchtenden Schicht die Frage nach der Möglichkeit einer Erregung durch denselben noch nicht für endgültig entschieden halten kann.

Was den zweiten Punkt betrifft, so ist sofort klar, dass durch meine Elektroden ein bedeutender Widerstand in den Stromkreis eingeführt wird, welchen zu messen ich leider ausser Stande war; das letztere gilt auch von dem Widerstande eines Leuchtorgans selbst. Auch in Bezug auf die an den Elektroden resultirende Dichtigkeit des Stromes bieten unsere Elektroden ungünstige Verhältnisse dar, insofern beim Auflegen eines Leuchtorgans auf die oberen Kanten der Thonprismen dasselbe sehr leicht ein wenig mit den nach Innen gerichteten Seitenflächen derselben in Berührung kommen kann, was natürlich vermindernd auf die Stromesdichte einwirkt. Auch konnten bei ihrer leichten Zerbrechlichkeit nicht immer dieselben Thonprismen benutzt werden, so dass die Bedingungen nicht die nämlichen in allen Versuchen waren. Von wie grossem Einfluss aber die Dichtigkeit des Stromes auf die Erregungserscheinungen ist, werden wir sehr bald bei den Versuchen mit polarisirbaren Elektroden sehen. Bei diesen Versuchen tritt auch die bedeutende zersetzende Einwirkung des constanten Stromes auf die nicht leuchtende Uratschicht viel deutlicher hervor; dieselbe wird im Verlaufe der Versuche schnell in eine schäumende breiige Masse verwandelt.

Noch das möchte hervorzuheben sein, dass im Gegensatz zu Metallelektroden die Jonen von den aus weichem feuchtem Thon geformten Thonelektroden leicht aufgesogen und so an ihrer Einwirkung auf die leuchtende Schicht verhindert werden können.

Wie dem auch immer sei, bleibt die zur Erregung der Leuchtorgane erforderliche Stromstärke eine ausserordentlich grosse, zumal wenn man sie mit derjenigen vergleicht, welche im Stande ist einen Muskel oder Nerven in Erregung zu versetzen. — In denjenigen von unseren Versuchen, in denen wirklich Erregung erfolgte, ging die Lichtentwicklung immer von der K. aus, grade

Digitized by Google

wie die Erregung des Nerven und Muskels von derselben ausgeht; mit blossem Auge kann man verfolgen wie sie sich ausbreitet und in einigen Fällen durch die intrapolare Strecke bis zur An. hin fortpflanzt, ohne dieselbe je zu überschreiten. In der Regel folgte dieser primären Lichtentwicklung bald eine Abnahme derselben, nur selten hielt sich das starke Licht an der K. während der ganzen Schlusszeit des Stromes.

Im Gegensatz zu dieser Erregung an der K. trat in mehreren Versuchen eine deutliche Verdunklung in der An.-Hälfte des Organs ein, so dass man unwillkürlich an das von Pflüger entdeckte Gesetz des Elektrotonus erinnert wird, Steigerung der Erregbarkeit an der K. und Verminderung derselben an der An.

Die Aehnlichkeit in den Erscheinungen der Erregung der Leuchtorgane durch den constanten Strom mit denjenigen, die man am Nerven und Muskel beobachtet, geht aber noch viel weiter. Ausser der Schliessungserregung und der Erregung während des Fliessens des Stromes kommt auch bei den Leuchtorganen eine Oeffnungserregung vor, die freilich in den oben mitgetheilten Versuchen nur einige Male beobachtet wurde. Nur begegnen wir hier dem räthselhaften Umstande, dass dieselbe in einigen Fällen an der An., in anderen dagegen, die grade die zahlreicheren waren, an der K. auftritt. Dass dieses Ueberwiegen der Oeffnungserregung an der K. kein constantes ist, werden wir bald aus den zahlreichen Versuchen mit feinen Metallelektroden ersehen. Es geht, wie schon jetzt erwähnt werden muss, aus denselben hervor, dass für alle Erregungserscheinungen an der An. die Stromesdichte eine viel bedeutendere sein muss, als dies in unseren bisherigen Versuchen der Fall war.

Die Latenzperiode, wenn auch eine sehr kurze, konnte in allen Versuchen deutlich erkannt werden; auch hierüber werden wir bald mehr erfahren.

Der Oeffnung des Stromes folgte in der Regel eine rapide Abnahme des Lichts in der K.-Hälfte, doch stellte sich dasselbe meistens in kurzer Zeit wieder her, während die An.-Hälfte öfters noch längere Zeit dunkel blieb.

β) Versuche mit Anwendung polarisirbarer Elektroden.

Es wurden dickere und feine Kupferdrähte und feine Platindrähte als Elektroden benutzt.

Digitized by Google

Bei Anwendung dickerer Kupferdrähte war zwar die Erregung an der K. viel regelmässiger zu beobachten als in den früheren Versuchen, allein dieselbe blieb meist auf die K. selbst beschränkt. Erst bei Anwendung feiner Drähte, am besten von Platin, d. h. also bei hoher Dichtigkeit des Stromes bekommt man ein vollständiges Bild des Ablaufs der Erregung.

Die Versuchsanordnung war folgende: Auf einer Glasplatte wurden zwei feine Platindrähte vermittelst Siegellack so befestigt, dass ihre inneren Enden eine Strecke weit parallel und in angemessener, mehrfach variirter Entfernung von einander verliefen. An den Rändern der Glasplatte waren die Drähte nach abwärts gebogen und tauchten mit ihren äusseren Enden in mit Quecksilber gefüllte Porzellantiegelchen. Um dies zu ermöglichen und der vollkommneren Isolation halber wurde die Glasplatte über die weite Mündung einer kleinen Glasflasche gelegt. In die Porzellantiegelchen tauchten ebenfalls die an den Contactstellen wohl amalgamirten, ziemlich dicken Batterien Kupferdrähte ein. Entweder war in diesen Drahtkreis ein Quecksilberschlüssel eingefügt, an welchem mit der Hand Schliessung und Oeffnung des Stromes vorgenommen wurde, oder diese geschahen an einem Dubois-Reymond'schen Schlüssel, welcher in eine gute Nebenschliessung eingeschaltet war.

Der Strom von zwei mittelgrossen Daniells erwies sich immer als erfolglos, ebenso der Strom zweier Spamer'scher Zink-Kohlen-Elemente; erst bei Anwendung von vier Elementen kann man deutliche Wirkung beobachten.

Bei Vorversuchen ergab sich die interessante Thatsache, dass beim Auflegen eines Organs auf die schon mehrfach benutzten Elektroden ein plötzliches helles Aufleuchten an einer derselben erfolgte, noch ehe der Strom geschlossen war. Dass es sich hier um an den Elektroden ausgeschiedene Zonen und nicht um unipolare Reizerscheinungen handelt, beweist der Umstand, dass diese Reizwirkung niemals wieder beobachtet wurde, seitdem ich nach jedem Versuche Glastafel und Elektroden sorgfältig reinigte. Diese Erscheinung ist aber immerhin eine bedeutende Stütze für die oben ausgesprochene Ansicht, dass alle Reizwirkungen des constanten Stromes an unseren Leuchtorganen auf elektrolytische Prozesse zurückzuführen seien.

Digitized by Google

Versuche mit nur vier Elementen.

Erster Versuch.

Elektrodenabstand 4,5 mm.

Fast sofort nach dem Kettenschluss helles Aufleuchten an der K., welches langsam an Helligkeit zunehmend in 1 Min. bis nahe an die Mitte der intrapolaren Strecke gewandert ist und an dieser Stelle sich bis zur Stromesöffnung constant erhält.

Oeffnung 2 Min. nach Schluss. Das Licht nimmt in der K.-Seite rasch ab, dagegen erfolgt in weniger als $^1/_4$ Min. sanftes Erglühen der An.-Seite, in etwas weniger als $^3/_4$ Min. sehr helles Leuchten an der An. selbst, welches sich $^1/_2$ Min. constant erhält, um dann langsam abzunehmen und zwar erfolgt die Abnahme desselben von der An. aus nach der Mitte der intrapolaren Strecke hin, wo es sich noch 2 Min. constant erhielt. Auch 4 Min. später ist daselbst noch schwaches Licht zu bemerken.

Erneuter Schluss. Sofort helles Aufleuchten an der K., welches rasch nach der Mitte der intrapolaren Strecke hinwandert, aber schon nach $^1/_2$ Min. erlischt.

Oeffnung 2 Min. nach Schluss; 2 Min. später noch keine Veränderung.

Dieser Versuch betraf offenbar ein sehr reizbares Leuchtorgan, da schon das Minimum der überhaupt wirksamen Stromstärke nicht nur eine Schliessungserregung an der K., sondern auch Oeffnungserregung an der An. hervorrief, wobei der Umstand besonders die Aufmerksamkeit erregt, dass die Oeffnungserregung eine auffallend lange Latenzperiode hat. Zugleich zeigt aber auch der Versuch, dass die Erregbarkeit der Leuchtorgane für so schwache Ströme rasch abnimmt.

Aehnliche Resultate ergab ein zweiter Versuch.

Dritter Versuch.

Elektrodenabstand 2,5 mm. Sehr schön und gleichmässig leuchtendes Organ.

Schluss — sofort Aufleuchten an der K., sofort Oeffnung — das Leuchten breitet sich nicht weiter aus.

$^1/_2$ Min. später Schluss $^1/_2$ Min. lang. Sofort Aufleuchten an der K., welches sich rasch bis zur An. ausbreitet. Nach etwa

Digitized by Google

$^1/_8$ Min. hat das Licht an der K. bedeutend abgenommen, während es an der An. noch stark ist.

Nach Oeffnung gleichen sich die Helligkeitsunterschiede schnell aus, so dass bald ein gleichmässiges gutes Licht im ganzen Organ besteht.

$^3/_4$ Min. später Schluss $^1/_2$ Min. lang wirkungslos.

4 Min. nachher erneuter Schluss. Fast momentan Aufleuchten an der K., sofort Oeffnung; das Licht schreitet nicht weiter fort.

1 Min. später Schluss $^1/_2$ Min. lang. Sofort Leuchten an der K., welches in $^1/_8$ Min. bis zur An. gewandert ist, die hierauf stärker als die K. glüht. Nach Oeffnung stellt sich sehr schnell ein gleichmässiges Leuchten her.

5 Min. später 9 Elemente. Schluss für $^1/_4$ Min. Aufleuchten an der K., welches in weniger als $^1/_8$ Min. bis zur An. gewandert ist. In diesem Augenblick hat das Licht an der K. schon sehr stark abgenommen, viel stärker als in den ersten Versuchen. An der An. erhält sich das Licht fast constant noch $^3/_4$ Min. nach Oeffnung.

Dieser Versuch lehrt, dass die an der K. beginnende Erregung sich nur dann weiter fortpflanzt, wenn der Strom eine gewisse Dauer fliesst. Ferner zeigt er, dass, wie schon früher constatirt wurde, die Schliessungserregung an der K. schneller sinkt als die in die An.-Hälfte fortgeleitete und dass bei vielen Organen die Schliessungserregung die in anderen Fällen so deutliche Herabsetzung der Erregbarkeit in der An.-Hälfte überwiegt. In diesem Falle bleibt, wie ferner unser Versuch zeigt, auch die Oeffnungserregung an der An. aus. Stärkere Ströme schwächen nach vorübergehender Erregung das Licht an der K. mehr und für längere Zeit als schwächere.

Aehnliche Resultate ergab ein vierter Versuch.

Fünfter Versuch.

Gleichmässig, aber schwach leuchtendes Organ. Elektrodenabstand 4,5 mm.

Schluss. Alsbald starkes Licht an der K., welches langsam nach der intrapolaren Strecke hinwandert, aber erst in 1 Min. in der Mitte derselben angelangt ist. Während dessen ist an der K. selbst schon wieder Dunkelheit eingetreten. Der Strom blieb $1^1/_2$ Min. geschlossen. Nach der Oeffnung zunächst Abnahme des Lichts in

Digitized by Google

der intrapolaren Strecke, dann $1/2$ Min. nach Oeffnung schnell vorübergehende positive Nachwirkung in der Mitte der intrapolaren Strecke, also grade an der Stelle, wo kurz vorher das Licht am hellsten gewesen war. In Kurzem leuchtete das ganze Organ wieder sanft, wie vor dem Versuche.

8 Elemente brachten nun keine Wirkung mehr hervor, das Organ war erschöpft.

Sechster Versuch.

Ziemlich stark und gleichmässig leuchtendes Organ. Elektrodenabstand derselbe wie im vorigen Versuche.

8 Elemente. Sofort starkes Leuchten an der K., welches in $3/4$ Min. bis zur An. gewandert ist, so dass jetzt mit Ausnahme der K. selbst das ganze Organ leuchtet. Bald darauf leuchtet die An.-Strecke stärker als die K.-Strecke.

Der Strom blieb $1 1/2$ Min. geschlossen, nach der Oeffnung sofort starke Abnahme des Lichts in der K.-Strecke, langsamer in der An.-Strecke. $1 1/2$ Min. später dasselbe gleichmässige Leuchten wie vor dem Versuche.

4 Elemente. Langsame Lichtentwicklung an der K., welche sich nur wenig ausbreitet und nach $3/4$ Min. schon wieder verschwunden ist. Schnell leuchtet das Organ wie vor dem Versuche.

10 Elemente. Langsame Lichtentwicklung an der K., welche in $1/2$ Min. an der An. angelangt ist. Inzwischen ist das Licht in der K.-Hälfte schon wieder erloschen. Nach Oeffnung des Stromes leuchtet die An.-Strecke 2 Min. lang überwiegend, dann plötzlich starkes Aufleuchten an der An., welches 1 Min. anhält. Erst nach 2 Min. wird es an der An. dunkel, es bleibt nur ein leuchtender Streif in der Mitte der intrapolaren Strecke.

Erneuter Kettenschluss. Keine Wirkung mehr, das Licht in der Mitte der intrapolaren Strecke bleibt auch noch 4 Min. nach Oeffnung bestehen.

Der erste der beiden letzten Versuche illustrirt den Einfluss der Stromstärke auf den Ablauf der Lichtentwicklung, beide Versuche lehren, wie rasch Leuchtorgane ihre Reactionsfähigkeit gegen den constanten Strom verlieren. Interessant ist ferner in dem ersten Versuch die positive Nachwirkung in der Mitte der intrapolaren Strecke. Wir haben im Verlaufe unserer Mittheilung positive Nachwirkungen sowohl an der K., in der intrapolaren Strecke

Digitized by Google

und wie die Folge noch deutlicher zeigen wird, am häufigsten an der An. beobachtet, wobei der Umstand sehr bemerkenswerth ist, dass die Oeffnungserregung an der An. meist ein auffallend langes Latenzstadium hat.

Siebenter Versuch.

Grosses Organ, fast ganz dunkel.

4 Elemente. Langsam anschwellendes Licht an der K., welches bis $1^1/_2$ Min. nach Kettenschluss an Intensität zunimmt; überhaupt leuchtet bis zur Stromesöffnung nur die K.-Hälfte.

Oeffnung 2 Min. nach Schluss. Das Licht in der K.-Hälfte überdauert noch 1 Min., dann nimmt es langsam ab, während sich mässiges Leuchten in der An.-Strecke einstellt, bis beide Strecken sich an Lichtintensität gleichen. Dieser Zustand besteht auch nach 4 Min. noch unverändert.

10 Elemente. Lichtentwicklung an der K., welche allmählich an Intensität zunimmt und in 1 Min. bis in die Mitte der intrapolaren Strecke gelangt ist und nun hier am hellsten leuchtet, während das Licht an der K. erlischt. Nach weiterer $^1/_2$ Min. leuchtet die ganze An.-Hälfte, am stärksten nach der Mitte der intrapolaren Strecke zu, während die K.-Hälfte dunkel ist. Auch bis fernere 2 Min. leuchtet die An.-Hälfte hell und fährt auch so fort bis zur Oeffnung des Stromes, erst 1 Min. nach Oeffnung nimmt das Licht sehr langsam ab, während in der K.-Hälfte sich allmählich schwaches Leuchten einstellt. Auch noch 5 Min. später leuchtet die An.-Strecke noch heller als die K.-Strecke.

Erneuter Kettenschluss. Kaum stärkeres Leuchten an der K., während es in der An.-Strecke deutlich zunimmt.

Oeffnung $2^1/_2$ Min. später. Kaum $^1/_4$ Min. nachher starkes Aufblitzen an der An., deren Licht aber dann rasch abnimmt. $1^1/_2$ Min. nachher mässiges Leuchten des ganzen Organs.

Erneuter Kettenschluss blieb wirkungslos, das mässige Leuchten dauert fort.

Dieser Versuch zeigt deutlich 1) dass die K.-Hälfte empfindlicher für den Strom ist und leichter ermüdet als die An.-Hälfte, 2) dass bei schwachen Strömen überhaupt nur in der K.-Hälfte Leuchten stattfindet, 3) dass die von der K. ausgehende Schliessungserregung in bestimmten Fällen bis zur An. fortschreitet und sich relativ lange Zeit in der An.-Hälfte erhalten kann, 4) ist das Auf-

Digitized by Google

treten der Oeffnungserregung an der An. und das lange Latenzstadium derselben beachtenswerth.

Achter Versuch.

Elektrodenabstand 4,5 mm. Organ dunkel.

4 Elemente. Schluss. Schwaches, sich nicht ausbreitendes Licht an der K., welches während des 2 Min. dauernden Schlusses etwas an Helligkeit abnimmt. An der An. auch nach der Oeffnung keine Veränderung, während dann das K.-Licht sehr rasch erblasst.

10 Elemente. Schluss. Starkes Licht an der K., welches in $1/2$ Min. die Mitte der intrapolaren Strecke erreicht hat und dort sich mit geringer Abnahme der Intensität erhält, während die K. selbst schon wieder dunkel geworden ist. Als der Strom nach 2 Min. Schlusszeit geöffnet wurde, nimmt das Licht in der Mitte der intrapolaren Strecke ab, an der An. dagegen erfolgt in etwas weniger als $3/4$ Min. starkes Aufleuchten und dies erhält sich auch noch $2 1/2$ Min. nach der Oeffnung.

Erneuter Schluss. Erst in $1/2$ Min. wird geringe Lichtentwicklung beobachtet, welche sich während der 2 Min. Schlussdauer unverändert erhält. Nach der Oeffnung nimmt es in $1/2$ Min. bis auf ein Minimum ab. Keine Nachwirkung an der An.

Das schon etwas eingetrocknete Organ wurde mit etwas Wasser befeuchtet. Erneuter Kettenschluss ohne jede Wirkung.

Dieser Versuch ist interessant, weil er den Einfluss der Ermüdung auf die Dauer des Latenzstadiums bei der Schliessungserregung beweist und weil er ferner zeigt, wie nach starker Oeffnungserregung an der An. diese Erregung bei einem folgenden Versuch ausbleibt, offenbar weil Ermüdung eingetreten ist.

Neunter Versuch.

Elektrodenabstand wie vorher.

4 Elemente. Schluss. Fast sofort helles Licht an der K., welches, an Intensität allmählich zunehmend, in 1 Min. bis nach der Mitte der intrapolaren Strecke gewandert ist und sich während der Schlusszeit in der ganzen K.-Hälfte fast constant erhält.

Oeffnung 2 Min. nach Schluss. Starke Abnahme des Lichts; in weniger als $1/4$ Min. sanftes Erglühen der An.-Strecke, in nicht ganz $3/4$ Min. starkes, sehr helles Aufleuchten an der An. selbst, welches sich $1/2$ Min. lang unverändert

Digitized by Google

erhält, dann langsam abnimmt und nach der Mitte der intrapolaren Strecke hinwandert, wo es 2 Min. lang stationär bleibt. Auch noch 4 Min. nachher ist daselbst noch schwaches Licht vorhanden.

Erneuter Kettenschluss. Sofort helles Leuchten an der K., welches rasch nach der Mitte des Organs hinwandert, aber schon $^1/_2$ Min. später erlischt.

Oeffnung 2 Min. nach Schluss. Keine Nachwirkung.

9 Elemente. Schluss. Von der K. ausgehendes schwaches Leuchten der K.-Strecke, welches schon nach $^1/_2$ Min. erlischt.

Auf die Oeffnung folgt keine Nachwirkung.

Ein zehnter Versuch führte zu denselben Ergebnissen.

Die beiden letzten Versuche zeigen, dass bei sehr reizbaren Organen die ganze Reihe der Erregungserscheinungen auch durch schwache Ströme hervorgerufen werden kann. Ferner bestätigen dieselben, dass, wenn die Schliessungserregung das ganze Organ erregt, alsdann meistens an der ermüdeten An. keine Oeffnungserregung stattfindet. Der letzte Versuch ist auch insofern interessant, als hier die K.-Hälfte des Organs eher ermüdete als die An.-Hälfte.

Versuche mit bedeutenderer Stromstärke.

Erster Versuch.

9 Elemente, Elektrodenabstand 3 mm. Stark leuchtendes Organ.

Schluss. Fast sofort verstärktes Licht an der K. und gleich darauf in dem grösseren Theil der intrapolaren Strecke; $^1/_2$ Min. später nimmt das Licht an der Elektrode selbst ab, dauert aber namentlich in der Mitte der intrapolaren Strecke fort, während an der An. inzwischen Verfinsterung eingetreten ist.

Oeffnung. $^1/_2$ Min. nachher deutliche Abnahme des Lichts in der intrapolaren Strecke und langsames Erglühen an der An.

7 Min. nachher ist das Organ in Bezug auf Lichtentwicklung in zwei ziemlich gleiche Hälften getheilt, die K.-Hälfte leuchtet bedeutend besser als die An.-Hälfte.

Schluss. In weniger als $^1/_8$ Min. starkes Erglühen der K.-Hälfte.

Ein zweiter Versuch gab ähnlichen Erfolg.

Digitized by Google

Dritter Versuch.

Gut leuchtendes Organ.

Schluss. Fast augenblickliches Leuchten der K.-Hälfte, von der K. ausgehend. An der K. selbst hat das Licht $^1/_4$ Min. später schon stark abgenommen, nach $^1/_2$ Min. auch in der Mitte des Organs, dauert aber daselbst auch nach Stromesöffnung relativ am stärksten fort. An der An. ist inzwischen völlige Finsterniss eingetreten. 5 Min. später erneuter Schluss mit Stromesumkehrung.

Kein Resultat, das Organ war offenbar in der früheren An.-Hälfte für den Strom abgestorben.

Der vierte Versuch ergibt Aehnliches.

Fünfter Versuch.

Schluss. Es entwickelt sich ganz allmählich starkes Leuchten im grösseren Theil der K.-Hälfte, auch des extrapolaren Abschnitts derselben, ausgehend von der K. selbst.

Oeffnung $^1/_4$ Min. später. 10 Min. nachher leuchtet die An.-Hälfte schön, die K.-Hälfte ist fast erloschen.

Schluss. Sofort erneutes fast ebenso starkes Licht wie bei dem ersten. Kettenschluss in der ganzen K.-Hälfte.

Oeffnung $^1/_4$ Min. später. 5 Min. nachher leuchtet die An.-Hälfte gut, während die K.-Hälfte fast lichtlos ist.

Umkehrung der Stromesrichtung, Schluss. Aufleuchten an der neuen K. und in der Mitte der intrapolaren Strecke.

Sechster Versuch.

Organ von einem schon seit 3 Wochen in Gefangenschaft gehaltenen Cucuyo.

Schluss. Starkes Aufleuchten an der K., welches sich sehr rasch über das ganze Organ, auch jenseits der An., ausbreitet, an der K. selbst aber schon nach $^1/_8$ Min. weit unter die Stärke vor Kettenschluss abgenommen hat und sich nur im Bereich der An. längere Zeit in mässigem Grade erhält.

Bei Wiederholung des Versuches nach $^1/_2$ Min. dasselbe Resultat, nur ist 5 Min. nach erfolgter Oeffnung verstärktes Leuchten im Bereich der An. zu bemerken.

Digitized by Google

Ein siebenter, achter und neunter Versuch, an kräftigen, erst seit 3 Tagen eingefangenen Thieren angestellt, ergaben alle das gleiche Resultat.

Zehnter Versuch.

Sehr gleichmässig leuchtendes Organ.

Schluss. Sofort starkes Aufleuchten an der K., welches sich in weniger als $^1/_8$ Min. über das ganze Organ verbreitet hat; $^1/_2$ Min. später besteht nur noch an der An. mässiges Licht.

4 Min. nach Oeffnung derselbe Zustand.

Erneuter Schluss mit veränderter Stromesrichtung durch 1 Min. lang. Kein Resultat.

4 Min. später besteht nur noch sehr unbedeutendes Licht an der jetzigen K.

Schluss. Langsam sich entwickelndes Glühen an der K. und in der Mitte der intrapolaren Strecke.

Dieser Versuch beweist, dass bei Umkehrung des Stromes eine grössere Zeit der Erholung nothwendig werden kann, damit wieder deutliche Erregungserscheinungen eintreten.

Elfter Versuch.

9 Elemente. Licht an der K. etwas stärker als in den übrigen Theilen des Organs.

Schluss. Sofort starkes Aufleuchten an der K. und starker Lichtpunkt an der An., unmerklich später Erglühen in der intrapolaren Strecke, in deren Mitte $^1/_4$ Min. nach Schluss das Licht allein fortbesteht und nach 3 Min. schon bedeutend abgenommen hat.

Umkehr der Stromesrichtung. Erneuter Schluss. Starkes Erglühen an der K. und in der Mitte der intrapolaren Strecke.

In diesem Versuche begegnen wir zum ersten Male einer nicht von der K. her hingeleiteten, sondern unabhängig auftretenden Erregung an der An., welche freilich nur auf einen sehr kleinen Bereich des Organs beschränkt blieb.

Ein zwölfter Versuch zeigte keine neuen Resultate.

Dreizehnter Versuch.

9 Elemente. Starkes Licht in der An.-Hälfte, K.-Hälfte fast lichtlos.



Schluss für $^1/_2$ Min. An der K. keine Veränderung, dagegen Abnahme des Lichts in der An.-Hälfte.

3 Min. nachher nur schwaches Licht in der An.-Hälfte.

Schluss. In $^1/_6$ Min. entwickelt sich mässiges Glühen in der Mitte der intrapolaren Strecke.

Dieser Versuch sowohl, wie viele andere, zeigt, dass die verschiedenen Parthien eines Leuchtorgans sich in einem sehr verschiedenen Grade der Erregbarkeit befinden können. Speciell im vorliegenden Fall war die K.-Gegend schon für den Strom abgestorben, während die hell leuchtende An.-Hälfte deutlich Schwächung des Lichts durch den Strom erkennen liess.

Vierzehnter Versuch.

9 Elemente. Sehr gleichmässig, aber schwach leuchtendes Organ.

Schluss für $^1/_6$ Min. Sofort Aufleuchten an der K. und schnell des ganzen Organs. Nach Stromesöffnung verschwindet das Licht schnell.

3 Min. nachher Schluss. Erglühen der intrapolaren Strecke.

Dieser und andere Versuche zeigen, dass die intrapolare Strecke und namentlich die Mitte derselben länger ihre Erregbarkeit für den Strom bewahrt, als der Rest des Organs.

Ein fünfzehnter und sechszehnter Versuch bestätigten die mitgetheilten Daten.

Siebzehnter Versuch.

9 Elemente. Licht gut und gleichmässig.

Schluss. Sofort Aufleuchten an der K. und fast gleichzeitig dicht an der An. punktförmig verstärktes Leuchten.

Sofort Oeffnung. Abnahme des Lichts.

$^1/_2$ Min. später Schluss für $^1/_4$ Min. Kein Aufleuchten an der K., wohl aber allmähliches Erglühen der intrapolaren Strecke, welches nach Stromesöffnung rasch abnimmt.

1 Min. später Schluss für $^1/_2$ Min. Allmähliches Erglühen der intrapolaren Strecke, welches nach $^1/_4$ Min. am stärksten ist, dann aber abnimmt.

3 Min. später leuchtet das Organ schwach, aber gleichmässig.

Schluss $^1/_2$ Min. lang. Allmähliches Erglühen der intrapolaren Strecke, welches am Ende der Schlusszeit schon wieder verschwunden ist.

Digitized by Google

12 Min. später sehr schwaches aber gleichmässiges Leuchten.

Schluss für $^1/_4$ Min. Nur sehr allmähliches Erglühen des ganzen Organs, welches nach Stromesöffnung sehr rasch abnimmt.

Dieser Versuch zeigt den Einfluss der Erholung auf Besserung der Erregbarkeit für den Strom.

Dasselbe ergibt der achtzehnte Versuch.

Neunzehnter Versuch.

14 Elemente. Gut leuchtendes Organ.

Schluss. Sofort Aufleuchten an der K., welches ziemlich langsam zur An. wandert; diese erglüht auffallend stark und bewahrt durch $^1/_3$ Min. die gleiche Lichtstärke, um nachher namentlich nach Stromesöffnung zu erblassen.

4 Min. nachher sehr schwaches aber gleichmässiges Licht.

Schluss. Nach sehr merkbarem Latenzstadium Erglühen an der K., welches sich durch die intrapolare Strecke bis zur An. und über dieselbe hinaus fortsetzt.

Zwanzigster Versuch.

14 Elemente. Das stärkste Licht in der Mitte der intrapolaren Strecke.

Schluss. Allmählich stärkeres Erglühen in der intrapolaren Strecke, welches $^1/_3$ Min. später schon abnimmt.

3 Min. nachher war Kettenschluss erfolglos.

Diese Befunde wurden durch drei weitere Versuche (21, 22 und 23) bestätigt.

Vierundzwanzigster Versuch.

20 Elemente. Stark leuchtendes Organ.

Schluss. Sofort sehr starkes Aufleuchten an der K., welches sich rasch bis zur An. fortpflanzt und nach $^1/_2$ Min. sich nur noch in der Mitte der intrapolaren Strecke erhält, um dann langsam abzunehmen.

Eine Lichtentwicklung wie in diesem Falle war vorher noch nie beobachtet worden.

2 Min. später leuchtet die intrapolare Strecke und Umgegend der An. noch immer am stärksten.

Schluss mit Umkehr der Stromesrichtung. Kein Erfolg.

Digitized by Google

5 Min. später leuchtet die Umgegend der An. noch immer am stärksten.

Schluss. Schwaches Erglühen der intrapolaren Strecke.

2 Min. später erneuter Schluss. Allmähliches aber starkes Erglühen der intrapolaren Strecke, welches auch in kurzer Zeit sich auf die nächste Umgebung der K. ausbreitet und sich 2 Min. lang constant erhält.

Nach Stromesöffnung tritt nur an der K. Verdunklung ein, in den übrigen Theilen besteht das Licht fort, ja es geht jetzt erst auf die nächste Umgebung der An. über.

3 Min. später leuchtet das ganze Organ mässig, etwas stärker in der An.-Hälfte.

Schluss. Allmähliches starkes Erglühen an der K.

Mit ähnlichem Erfolge wurde ein fünfundzwanzigster Versuch unternommen.

Sechsundzwanzigster Versuch.

Die nächsten Versuche wurden namentlich in der Absicht angestellt, den Einfluss der Stromstärke festzustellen. Elektrodenabstand 3,5 mm. 2 und 4 Elemente blieben erfolglos, 10 Elemente genügten, um die schon bekannten Erscheinungen hervorzurufen, nur fielen dieselben je nach den Organen etwas verschieden aus.

a) Nach merklichem Latenzstadium Licht in der Umgebung der K., welches bis zur Mitte der intrapolaren Strecke fortschreitet und sich in der ganzen K.-Hälfte auch bei länger dauerndem Kettenschluss erhält.

Nach Stromesöffnung erblasst das Licht sehr langsam, hebt sich aber dann wieder und erhält sich längere Zeit constant.

Bei allmählichem Eintrocknen des Organs reagirte dasselbe immer schwächer und langsamer auf den Strom, das Latenzstadium erreichte eine Dauer von 6 Sekunden.

Bei Umkehr der Stromesrichtung mussten 20 Elemente verwendet werden, um Wirkung zu erzielen. Bei dieser Stromstärke pflanzte sich das Licht bis zur An. fort und erhält sich auch bei 5 Min. langem Kettenschluss constant in der ganzen intrapolaren Strecke.

Nach Stromesöffnung erblasst zunächst das Licht, um sich bald wieder zu heben und längere Zeit constant zu bleiben.

Dieser Versuch zeigt deutlich 1) den Einfluss der Stromstärke,

Digitized by Google

2) die positive Nachwirkung an der K. Wir müssen zwei Stadien dieser Nachwirkung unterscheiden, das erste, in welchem das Licht geschwächt wird und das zweite, in welchem es wieder an Stärke zunimmt. 3) den Einfluss der Ermüdung auf die Dauer des Latenzstadiums. Offenbar handelt es sich bei diesem Versuch um ein ungewöhnlich reizbares Organ.

b) 3,5 mm Elektrodenabstand. 10 Elemente, nachdem 4 sich als wirkungslos erwiesen hatten. Latenzperiode Bruchtheil einer Sekunde.

Das Licht schreitet langsam von der K. zur An. fort; während es dort angelangt ist, beginnt das Leuchten der K.-Hälfte zu erblassen und bald leuchtet nur die An.-Hälfte, und zwar erhält sich daselbst das Licht bis zur Oeffnung des Stromes. Hierauf erblasst es und leuchten eine Zeit lang beide Organ-Hälften mit gleichem schwachen Licht, dann folgt die positive Nachwirkung in der K.-Hälfte, welche beträchtliche Zeit andauert.

Umkehr der Stromesrichtung war bei 10 Elementen unwirksam, erst 20 Elemente waren erfolgreich.

c) Elektrodenabstand 4,5 mm. 10 Elemente.

Erglühen an der K., welches langsam bis in die Mitte der intrapolaren Strecke fortschreitet. Die An.-Hälfte erblasst inzwischen.

Nach Stromesöffnung erblasst die K.-Hälfte, während in der An.-Hälfte Leuchten auftritt, welches die ganze Versuchsdauer fortbesteht. Die positive Nachwirkung an der K. fehlte in diesem Fall.

Bei Stromesumkehr mussten 20 Elemente angewendet werden, um Wirkung zu erzielen, dann aber trat auch bei mehrmals hintereinander vorgenommenen Umkehrungen der Effect jedesmal prompt ein.

Bei fortschreitender Eintrocknung des Organs wurde eine Verlängerung des Latenzstadiums bis zu 10 Sekunden beobachtet.

20 Elemente. Sehr langsames Fortschreiten des Lichts von der K. zur An., hierauf Erblassen desselben in der K.-Hälfte, in der An.-Hälfte besteht es während der Schlussdauer ungeschwächt fort.

Nach Stromesöffnung erblasst auch die An.-Hälfte; während aber an der K. das Licht immer mehr erlischt, hebt es sich all-

Digitized by Google

mählich wieder an der An. und dauert daselbst bis zum Schluss des Versuches fort.

Dieselben Resultate zeigten sich in den Versuchen 27—31.

Zweiunddreissigster Versuch.

Organ sehr gleichmässig hell leuchtend.

9 Elemente. Schluss für 1 Min. Keine Wirkung, ebensowenig nach Oeffnung.

8 Min. später nur noch sehr mässiges Leuchten.

Kettenschluss ebenfalls erfolglos.

Es ist der vorliegende einer der Fälle, in denen der Strom gar keine Wirkung äussert, wahrscheinlich weil die schon bestehende Lichtproduktion eine Maximalproduktion ist. Ich habe gar nicht wenige dieser Fälle beobachtet, werde sie aber, um Raum zu ersparen, nicht alle anführen.

Die Versuche 33—40 bestätigten wieder im Grossen und Ganzen das Gesagte.

Einundvierzigster Versuch.

Es wurde nochmals untersucht wie die Lichtentwicklung verläuft, wenn der Strom nur so lange geschlossen bleibt, bis das erste verstärkte Licht eintritt. Es bestätigte sich das schon früher gewonnene Resultat, dass es dann nicht zur weiteren Lichtentwicklung kommt, dass dasselbe vielmehr schnell wieder verschwindet.

Es besteht also eine deutliche Proportionalität zwischen Stromesarbeit und Lichtentwicklung; im Leuchtorgan werden nicht wie beim Muskel und Nerven durch Schliessung und Oeffnung des Stromes Spannkräfte ausgelöst, die zu der Stromesarbeit in gar keinem Verhältniss stehen.

Wiederholte kurze Reizungen haben, was noch hervorgehoben werden muss, ganz denselben Erfolg wie länger dauernde. In zwei der betreffenden Versuche wurde eine sehr brillante positive Nachwirkung an der K. beobachtet.

Ferner gelang es in dieser Versuchsreihe an mehreren Organen deutliche Lichtentwicklung an der K. durch möglichst kurz dauernden Schluss eines Stromes von 20 Elementen zu erzielen. Schluss und Oeffnung wurde an einem Quecksilberschlüssel mit der Hand vorgenommen. Jeder Schluss war von einer sehr vor-

Digitized by Google

übergehenden aber deutlichen Lichtentwicklung an der K. gefolgt. Latenzstadium sehr bemerkbar.

Drei Versuche mit sehr hell leuchtenden Organen ergaben, wie auch schon früher constatirt worden war, Erfolglosigkeit des constanten Stromes, offenbar weil die Organe einer Steigerung der Lichtentwicklung nicht fähig waren; es herrschte das Maximum des Zellenleuchtens. Es sind für das Studium der Stromeswirkung schwach leuchtende Organe die geeignetsten, denn sehr hell leuchtende reagiren oft auch nicht auf den Strom, nachdem ihre Lichtentwicklung bedeutend abgenommen hat. Es war in diesem Fall die Kraft des Organs durch die vorhergehende sehr gesteigerte Thätigkeit erschöpft.

Zweiundvierzigster Versuch.

20 Elemente. Sofort Licht an der K., welches an Intensität bedeutend zunimmt und sich in der K.-Strecke ausbreitet, aber nicht bis zur An. fortschreitet.

Nach Oeffnung des Stromes Abnahme des Lichts in der K.-Strecke und allmählich an Stärke zunehmendes Erglühen an der An.

Bei Wiederholung des Versuches 10 Min. später verlief derselbe in der folgenden interessanten Weise: Schluss. Sehr schnell darauf rasch anwachsendes aber auch ebenso rasch verschwindendes Licht an der K. Hierauf bleibt Alles dunkel, bis nach $^1/_2$ Min. ein allmähliches Erglühen in der intrapolaren Strecke eintritt, welches an Intensität zunimmt und nach der An.-Strecke wandert, die An. selbst aber während des Stromesschlusses nicht erreicht.

Nach Oeffnung des Stromes erlischt überall das Licht, wohl aber tritt sehr starkes und lange dauerndes Glühen an der An. selbst ein.

Der dreiundvierzigste Versuch ergab so ziemlich dasselbe Resultat.

Vierundvierzigster Versuch.

Um bei möglichst grosser Stromdichte zu arbeiten, wurden 2 feine Kupferdrähte durch eine Korkplatte so hindurchgeführt, dass ihre Enden nur ganz wenig über dieselbe hervorragten und sich in 4 mm Entfernung befanden. Die Korkplatte wurde auf

Digitized by Google

einer Glasplatte befestigt und die Drähte je nach einer Seite über dieselbe hingeführt, um dann abwärts gebogen in kleine mit Quecksilber gefüllte Porzellantiegel zu tauchen. Zu diesem Zweck ruhte, wie bei den früheren Versuchen, die Glasplatte auf der weiten Mündung einer kleinen Glasflasche.

Es wurden Versuche mit 4, 9 und 20 Elementen angestellt, welche alle ziemlich das gleiche Resultat ergaben und von Neuem den Einfluss der Stromesdichte auf den Ablauf der Lichtentwicklung bestätigten.

Fast in allen Versuchen trat äusserst schnell heftiges Erglühen des ganzen Organs ein, wobei man nur mit gespanntester Aufmerksamkeit constatiren konnte, dass das Erglühen von der K. ausging.

Nachwirkungen wurden nicht beobachtet, offenbar weil die Kraft der Organe durch die anhaltende maximale Lichtentwicklung geschwächt war.

b) Wirkung der inducirten Ströme.

Für Lampyris hatte Macaire (s. Pflüger l. c. pag. 280) angegeben, dass nur der eine gewisse Zeit fliessende Strom, nicht aber kurz dauernde elektrische Schläge das Leuchtorgan zur Lichtentwicklung anrege. Gewiss hätte ein so ausgezeichneter Beobachter wie Macaire auch hier das Richtige gefunden, wenn zu seiner Zeit schon der inducirte Strom bekannt gewesen wäre.

Immerhin hat Macaire in einem Punkte Recht: einzelne Schliessungs- oder Oeffnungsvorschläge sind, wie ich durch sehr zahlreiche Versuche an Cucuyo's festgestellt habe, nicht im Stande, Leuchtorgane zu erregen.

Leider standen mir keine Apparate zur Verfügung, welche es mir erlaubt hätten, mit einer Reihe von nur Schliessungs- oder nur Oeffnungsschlägen zu arbeiten. Der Versuch, dies unter Zuhülfenahme zweier Metronome zu erreichen, von denen das eine in den primären, das andere in den sekundären Kreis eingeschaltet war und eine gute Nebenschliessung schliessen und öffnen konnte, misslang, weil auf diese Weise nicht die zur Erregung nothwendige Zahl von Schlägen in der Minute erzielt werden konnte. Ich war daher auf die Anwendung von Wechselströmen angewiesen.

Hierbei stellten sich nun sehr bald zwei Thatsachen heraus: 1) dass nur bei in ziemlich engen Grenzen schwankender Stärke

Digitized by Google

des Stromes und ebenso nur bei ebenfalls in ziemlich engen Grenzen eingeschlossener Zahl von Schlägen Erregung des Leuchtorgans erfolgt, und 2) dass sehr starke Schläge und sehr schnell aufeinanderfolgende, auch wenn sie viel schwächer sind, in den meisten Fällen das Leuchten herabsetzen oder ganz aufheben. Anwendung sehr starker und häufiger Schläge tödtet sogar ein Leuchtorgan vollkommen, während bei geringerer Stromstärke die vorübergehend aufgehobene Leuchtthätigkeit nach einiger Zeit der Erholung sich von selbst wieder einstellte.

Ich arbeitete mit einem Hirschmann'schen Inductionsapparat, welcher eigentlich nur für therapeutische Zwecke eingerichtet war. Die beiden Leclanche'schen Elemente, mit welchen Hirschmann seine Apparate ausrüstet, mussten, da sich dieselben im tropischen Clima durchaus unbrauchbar zeigten, durch zwei Daniells ersetzt werden. Der Apparat besass die Meyer'sche Vorrichtung zur Regulirung der Zahl der Unterbrechungen, gestattete aber nicht, Angaben über den Abstand der sekundären von der primären Spirale zu machen. Ein anderer Schlittenapparat, welcher diese Angaben möglich machte, konnte, weil seine Hammerunterbrechung in Unordnung gerathen war, nur zu Versuchen mit dem Metronom benutzt werden.

Erste Versuchsreihe.

Rollen vollkommen übereinandergeschoben, Eisenkern vollständig eingeschoben. Ungefähr 200 Unterbrechungen in der Minute.

Unter neun Versuchen ergaben nur zwei ein positives Resultat, starkes Erglühen der intrapolaren Strecke, welches nach etwa $1^1/_2$ Min. schwächer wurde. Bei Wiederholung des Versuches in 5 und 10 Min. langen Pausen konnte in keinem Fall eine erneute Lichtentwicklung erzielt werden.

Zweite Versuchsreihe.

Die Unterbrechungen wurden nicht mittelst des Wagner-schen Hammers, sondern mit der Hand an einem Quecksilberschlüssel vorgenommen, ein Verfahren, welches eine besondere Einübung nothwendig machte. Ich zählte immer nur bis auf 4 und markirte je 4 Unterbrechungen an einem Finger. Mit einiger Uebung konnte ich so 180—200 Unterbrechungen mit einem Fehler von höchstens 5 % in der Minute bewerkstelligen.

Erster Versuch.

180—200 Unterbrechungen in der Min. Stärkste Stromesanordnung. Nach einem Latenzstadium von $1^1/_4$ Min. erglüht das ganze Organ, das Glühen überdauert sogar bedeutend die Reizung und fängt erst nach 5 Min. an, langsam abzunehmen.

Erneute Reizung $3^1/_2$ Min. später war ohne Erfolg.

Zweiter Versuch.

Dieselben Versuchsbedingungen, wie vorher.

Nach einem Latenzstadium von $1^1/_2$ Min. mässiges Glühen des ganzen Organs, welches nach Aussetzen der Reizung in der intrapolaren Strecke noch 2 Min. lang fortdauert, während die extrapolaren Strecken schnell erlöschen.

Nach erneuter, 2 Min. lang fortgesetzter Reizung erfolgt schwaches Erglühen der extrapolaren Theile des Organs, während die Lichtstärke in der intrapolaren Strecke nicht zunimmt.

2 Min. nach Beendigung der Reizung hat das Glühen im ganzen Organ sehr beträchtlich abgenommen, hält sich aber an einzelnen Punkten länger als an anderen.

Der dritte und vierte Versuch verliefen ähnlich; ein fünfter, sechster und siebenter Versuch war erfolglos.

Dritte Versuchsreihe.

Rollen über einander geschoben, die Unterbrechungen werden durch den möglichst langsam schwingenden Wagner'schen Hammer bewirkt. Der erste Versuch war erfolglos, in einem zweiten und dritten erfolgte nach einem Latenzstadium von $2^1/_2$ Min. mässiges Erglühen des ganzen Organs.

Alle bis jetzt angeführten Versuche waren mit unpolarisirbaren Elektroden angestellt, bei den folgenden kamen feine Platinelektroden zur Verwendung.

Zwei Versuche ohne Erfolg.

Dritter Versuch.

Sehr kräftig leuchtendes Organ. Hammer so schnell wie möglich schwingend, Rollen übereinander geschoben, Eisenkern halb herausgezogen.

2 Min. fortgesetzte Reizung blieb ohne Erfolg.

Digitized by Google

Eisenkern ganz eingeschoben. 2 Min. lang fortgesetzte Reizung bewirkte nun eine bedeutende Schwächung des Lichtes an einer Elektrode, während die andere Organhälfte kräftig, aber nicht sichtbar stärker als vorher fortleuchtet.

Einige Min. nach Aufhebung der Reizung ist das Licht in der schwächer leuchtenden Organhäfte wieder stärker geworden, aber erreicht nicht die Leuchtstärke der anderen Hälfte.

Erneute Reizung mit 180—200 Unterbrechungen in der Min. brachte genau denselben Effect hervor.

$^1/_4$ St. später leuchteten beide Organhälften wieder gleich stark.

Der vierte Versuch bestätigte das erhaltene Resultat.

Fünfter Versuch.

Sehr kräftig leuchtendes Organ. Möglichst langsame Federschwingungen, Eisenkern ganz eingeschoben.

Bei einer 3 Min. fortgesetzten Reizung erfolgte deutlich stärkeres Leuchten des ganzen Organs, am meisten an einer Elektrode. 4 Min. später war an dieser Elektrode die Lichtverstärkung noch deutlich ausgeprägt, an der anderen hatte das Licht etwas abgenommen.

2 weitere Min. später wurde wieder 3 Min. lang gereizt und zwar mit ganz eingeschobenem Eisenkern und möglichst schnell schwingender Feder. Es erfolgte deutliche Schwächung des Gesammtlichtes, doch überwog dasselbe noch immer an derselben Elektrode wie vorher.

Nach weiteren 4 Min. besteht der gleiche Zustand; derselbe ändert sich auch nicht bei erneuter Reizung mit 180—200 Unterbrechungen.

Sechster Versuch.

Kräftig leuchtendes Organ. Stärkste Stromesanordnung, 180—200 Unterbrechungen in der Min.

Nachdem wie gewöhnlich abgewartet worden war bis das starke Licht abgenommen hatte, brachte die 2 Min. fortgesetzte Reizung deutliche Verstärkung desselben im ganzen Organ hervor; grade im Moment des Aufhörens der Reizung erfolgte an der begünstigten Elektrode ein rasch vorübergehendes helles Aufleuchten. Nach Ablauf dieser brillanten Lichterscheinung blieb die intrapo-

Digitized by Google

lare Strecke ziemlich gut leuchtend, während die extrapolaren Strecken fast erloschen. Leider musste der Versuch abgebrochen werden.

Siebenter Versuch.

Mässig leuchtendes Organ. Secundäre Rolle gerade aus der primären herausgezogen. Schnelle Hammerschwingung.

3 Min. lang fortgesetzte Reizung blieb ohne Erfolg.

Rollen übereinander geschoben, Reizung $2^1/_2$ Min. lang.

Fortdauer des Leuchtens an der begünstigten Elektrode, bedeutende Schwächung desselben an der anderen. Dieser Zustand besteht auch noch nach 5 Min. fort.

Die folgenden Versuche 8—18 lieferten ziemlich dieselben Ergebnisse.

Neunzehnter Versuch.

Kräftig leuchtendes Organ. Eisenkern entfernt, secundäre Rolle halb ausgezogen.

$2^1/_4$ Min. dauernde Reizung ohne Erfolg, ebenso nach völligem Einschieben der secundären Rolle.

Inzwischen hat das Licht wie immer abgenommen.

Bei erneuter Reizung mit Einschieben des Eisenkernes bis auf die Hälfte erfolgt sehr schnell verstärktes Leuchten in der intrapolaren Strecke, welches nach völligem Einschieben des Eisenkerns noch bedeutend zunimmt.

Dieser Versuch zeigt, wie abhängig der Erfolg der Reizung von der Individualität des Leuchtorgans ist. Dies wird noch bestätigt durch 2 folgende Versuche, in denen trotz Ausziehen des Eisenkerns bis auf die Hälfte doch fast augenblicklich Abnahme des Lichtes bis zur völligen Verdunkelung eintrat.

In einem letzten Versuche mit möglichst schneller Hammerschwingung erfolgte Schwächung des Lichtes an einer Elektrode, bedeutende Abnahme desselben in der intrapolaren Strecke und verstärktes Glühen an der anderen Elektrode.

Unter den ziemlich zahlreichen Versuchen, über welche kein Protocoll geführt wurde, sind 3 deshalb sehr bemerkenswerth, weil in ihnen nach Aufhören der Reizung eine starke positive Nachwirkung eintrat, bestehend in hellstem Erglühen des ganzen Organs, eine Nachwirkung, welche fast 2 Min. andauerte. Einmal

Digitized by Google

erfolgte dieselbe fast unmittelbar nach dem Aussetzen der Reizung, im zweiten Falle nach einem Latenzstadium von 6 Sek. und im dritten Falle nach einem solchen von 10 Sek.

Zu erwähnen sind auch noch Versuche, bei welchen ein Mälzel'sches Metronom in den primären Stromkreis eingeschaltet wurde, um anstatt des Wagner'schen Hammers die Schliessungen und Oeffnungen des primären Stromes zu besorgen.

Mit Ausnahme eines Versuches gelang es auf diese Weise niemals Lichtentwicklung hervorzubringen, selbst bei übereinander geschobenen Rollen und 120 Unterbrechungen in der Min. Wohl aber konnte man schon bei nur 60 Unterbrechungen, aber starken Strömen eine deutliche Schwächung des Lichtes oft bis zur völligen Vernichtung beobachten. Offenbar reichte die mit dem Metronom zu erreichende Zahl von Unterbrechungen nicht hin, um die lichtschwächende Eigenschaft der Ströme zu überbieten und Lichtentwicklung zu veranlassen. In dem einzigen Falle mit positivem Resultat (120 Unterbrechungen, Rollen übereinander geschoben) war die Stromeswirkung keine direkte, es trat vielmehr die Lichtentwicklung nach Aufhören der Reizung und nach einem Latenzstadium von 5 Sekunden auf. Dies ist um so bemerkenswerther, als, so viel ich weiss, bis jetzt von einer positiven Nachwirkung inducirter Ströme nichts bekannt war.

Zusammenstellung der gewonnenen Resultate und Discussion derselben.

α) Für den constanten Strom.

1) Der constante Strom wirkt in 2facher Weise, einmal Licht hemmend und in anderen Fällen Licht erregend. Welche von beiden Wirkungen eintritt, wird wesentlich durch die Stromdichte bedingt. Bei geringer Stromdichte erfolgt in der Regel Hemmung des vorhandenen Leuchtens, bei grosser Stromesdichte Lichterregung.

2) Die erregende Wirkung geht ohne Ausnahme von der K. aus, auf welche sie je nach Dauer des Stromesschlusses, je nach der Stärke des angewandten Stromes, nach Dichtigkeit desselben und je nach der Reizbarkeit des Leuchtorgans entweder beschränkt bleibt oder sich von derselben aus mehr weniger weit in die intrapolare Strecke und bis zur An. hin ausbreitet. Bei sehr reizbaren Organen erfolgt auch ein helles Leuchten in allen Theilen, intra- und extrapolaren Strecken.

Digitized by Google

Eine scheinbare Ausnahme von dem Gesetz des Ausganges der Erregung von der K. bilden diejenigen Fälle, in welchen die K.-Gegend des Organs sich bei Stromesschluss in unerregbarem Zustand befindet; dann beginnt die Erregung in der intrapolaren Strecke, ja sie kann dann sogar in der An.-Hälfte und in nächster Nähe der An. selbst auftreten.

3) In nicht seltenen Fällen findet, während in der K.-Hälfte Erregung auftritt, in der An.-Hälfte Verdunkelung bis zum Verlöschen des Lichtes statt. Diese Verdunkelung weicht nach erfolgter Stromesöffnung entweder in kürzerer oder längerer Zeit einer erneuten Lichtentwicklung oder sie bleibt in allerdings seltenen Fällen eine dauernde.

4) Man muss bei der Erregung durch den constanten Strom unterscheiden a) die Wirkung der Stromesschliessung, b) die Erscheinungen, welche sich während der Dauer des Stromesschlusses darbieten, und c) die Wirkungen nach Oeffnung des Stromes.

5) Wie schon gesagt, geht die Erregung bei Stromesschliessung ausnahmslos von der K. aus, dabei beobachtet man ein in den meisten Fällen sehr kurzes, nur einen kleinen Bruchtheil einer Sekunde betragendes, aber dennoch deutlich bemerkbares Latenzstadium. Dieses Latenzstadium kann sich bei ermüdeten Organen auf mehrere Sekunden, ja auf mehr als 1 Minute verlängern.

6) Auf die Entstehung der Erregung an der K. ist ausser der Stromesdichtigkeit die Reizbarkeit des Organs von grösster Wichtigkeit.

Während bei reizbaren Organen schon 4 Zink-Kohlenelemente genügen, um den Ablauf der Erregungserscheinungen zu beobachten, bedürfen weniger reizbare Organe bedeutend grössere Stromstärken. Durch wiederholte Reizung ermüdete Organe, welche für eine bestimmte Stromstärke ihre Erregbarkeit eingebüsst haben, werden öfters noch durch stärkere Ströme erregt.

7) Von Wichtigkeit ist, dass überhaupt eine Erregung erst bei ziemlich bedeutender Stromstärke eintritt; 2 Daniells, 2 Zink-Kohlenelemente erwiesen sich immer erfolglos, erst bei 4 Elementen traten Erregungserscheinungen auf.

8) Die Dauer des Stromesschlusses ist von gröster Bedeutung für den Ablauf der Erregungserscheinungen. Sehr kurz dauernde Schliessungen, mit der Hand an einem Quecksilberschlüssel aus-

Digitized by Google

geführt, sind in fast allen Fällen erfolglos, nur in wenigen oben citirten Fällen wurde bei jeder kurzen Schliessung ein rasch vorübergehendes Aufleuchten an der K. beobachtet. Ein kurzes Latenzstadium war auch in diesen Fällen bemerkbar.

Folgen sich in der Minute eine bei verschiedenen Organen wechselnde Anzahl von Schliessungen, so ist der Erfolg derselbe wie bei constantem Fliessen des Stromes.

Von fundamentaler Bedeutung ist die Thatsache, dass bei kurzen Schliessungen die Erregung auf die K. beschränkt bleibt und nach Oeffnung des Stromes fast ebenso schnell verschwindet. Ein Fortschreiten der Erregung findet, wenn man den Strom sofort öffnet nachdem die Erregung eingetreten ist, niemals statt.

9) Die Erscheinungen während der Dauer des Stromesschlusses sind ebenfalls sehr verschieden, wobei ebenfalls Dichte des Stromes und Reizbarkeit des Organs als Ganzes oder einzelner Theile desselben von entscheidender Bedeutung sind.

Bei geringer Stromdichte bleibt, wenn überhaupt Erregung eintritt, dieselbe auf die nächste Umgebung der K. beschränkt, ohne weiter fortzuschreiten; dasselbe findet bei grösserer Dichte des Stromes öfters auch bei ermüdeten Organen statt.

10) Schreitet während der Dauer des Stromesschlusses die Erregung fort, so kann sie mit bei verschiedenen Organen sehr wechselnder Geschwindigkeit entweder bis zur An. oder nur bis in die Nähe derselben oder nur bis in die Mitte der intrapolaren Strecke oder nicht einmal bis an dieselbe sich ausbreiten. Bei sehr reizbaren Organen erfolgt Glühen des ganzen Organs, der intra- und extrapolaren Strecken.

11) Wie schon oben erwähnt, verbreitet sich in einer Reihe von Fällen die Erregung überhaupt nicht in die An.-Hälfte des Organs, dieselbe erfährt vielmehr eine Schwächung oder selbst vollständige Verdunkelung ihres Lichtes.

12) In der Regel erlischt während des Stromesschlusses das Licht an der K., von der es ausgegangen, oder wird wenigstens mehr oder weniger geschwächt, nur in seltenen Fällen bleibt an der K. und in der K.-Hälfte des Organs bis zur Stromesöffnung das Licht in ungeschwächter oder nur wenig verringerter Stärke bestehen. In der An.-Hälfte, wenn diese überhaupt erregt wird, erhält sich dagegen das Licht meist länger, so dass man zu dem

Digitized by Google

Schluss gedrängt wird, dass die K.-Hälfte des Organs leichter ermüde als die An.-Hälfte.

Nicht allzu selten besteht während Schluss des Stromes, nachdem in allen übrigen Theilen des Organs das Licht erloschen ist, in der Mitte der intrapolaren Strecke das Leuchten in Form eines leuchtenden Streifens, welcher die horizontal gerichtete Längsachse des Organs rechtwinklig schneidet, fort.

13) Sehr stark leuchtende Organe werden, wenn sie ohne Schwächung des Lichts abzuwarten, auf die Elektroden gebracht werden, überhaupt durch den Strom nicht erregt. Auch nachdem das Licht nach einiger Zeit spontan abgenommen hat, findet häufig, selbst durch starke Ströme, keine Erregung mehr statt.

14) Bei Stromesöffnung erfolgt im Allgemeinen langsamere oder raschere Abnahme des Lichts in den noch leuchtenden Theilen des Organs, welches sich allmählich wieder auf die vor dem Versuch bestandene Stärke hebt. Auch hier gilt die Regel, dass das Licht an der K. und in der K.-Hälfte meistens rascher sinkt als in der An.-Hälfte. Diese allgemeine Regel erfährt nicht selten Ausnahmen, welche bei Besprechung der einzelnen Versuche angegeben worden sind.

15) Von besonderem Interesse sind die positiven Nachwirkungen nach Oeffnung des Stromes, die Oeffnungserregungen. Dieselben haben in der Regel ein langes, oft mehrere Sekunden dauerndes Latenzstadium; sie werden sowohl an der K. als an der An. beobachtet. Bei Anwendung unpolarisirbarer Elektroden kommt meist nur positive Nachwirkung an der K. vor, öfters in sehr brillanter Weise, während dieselbe an der An. selten und dann nur sehr unbedeutend ist.

Umgekehrt kommt bei Anwendung von polarisirbaren Elektroden sehr viel häufiger positive Nachwirkung an der An. vor und zwar öfters von ausserordentlicher Stärke. Doch muss hervorgehoben werden, dass einige Male auch an der K. sehr brillante Nachwirkung beobachtet wurde.

Diese Nachwirkungen sind entweder rasch vorübergehende oder sie dauern sogar in ungewöhnlicher Stärke längere Zeit, selbst mehr als eine Minute, fort.

In denjenigen Fällen, in welchen sich die Erregung in der An.-Hälfte bis zur Oeffnung des Stromes gehalten hat, findet in der Regel keine positive Nachwirkung an derselben statt.

Digitized by Google

Wenn wir nun auf eine nähere Betrachtung der in Obigem kurz zusammengestellten Resultate eingehen, so verweise ich in Bezug auf No. 1 auf das bei Besprechung der Versuche mit unpolarisirbaren Elektroden Gesagte. Wie schon dort hervorgehoben, steht und fällt die daselbst angedeutete Hypothese, je nachdem bei weiteren Versuchen isolirte Stücke der leuchtenden Schicht sich für den Strom erregbar erweisen werden oder nicht. Für die Hypothese, dass die Erregungserscheinungen in der leuchtenden Schicht die Folge von elektrolytischen Processen in der nicht leuchtenden sind, spricht

a) der Umstand, dass in der nicht leuchtenden Schicht sichtlich Zersetzungserscheinungen durch den Strom eintreten, denn dieselbe wird sehr schnell in eine schaumig-breiige Masse verwandelt. Bei der Empfindlichkeit der leuchtenden Schicht für chemische Einwirkungen und, was den speciellen Fall anbetrifft, für Alkalien, ist es bestimmt anzunehmen, dass diese Zersetzung der nicht leuchtenden von bedeutendem Einfluss auf die leuchtende Schicht ist.

b) Die Bedeutung der Dichtigkeit des Stromes für den Eintritt der erregenden Wirkung. Bekanntlich ist die Abscheidung der Jonen in Bezug auf die Flächeneinheit der Elektroden um so grösser, je kleiner deren Oberfläche, d. h. je dichter der Strom ist.

c) Die Thatsache, dass eine Fortpflanzung der Erregung von der K. aus nur bei einer gewissen Dauer des Stromesschlusses eintritt, während bei kurzen überhaupt wirksamen Schliessungen die Erregung auf die K. beschränkt bleibt und nach Stromesöffnung sehr bald verschwindet.

d) Die Thatsache, dass nur relativ starke Ströme erregende Wirkung hervorbringen.

Sehr instructiv in vieler Beziehung ist unter den Versuchen mit unpolarisirbaren Elektroden der Versuch No. 15. Hier trat die erste erregende Wirkung an der K. erst bei Anwendung von 25 Elementen auf und zwar nicht in Form einer Schliessungs-, sondern einer Oeffnungserregung. Man kann sich vorstellen, dass während des Stromesschlusses die lichtschwächende Wirkung des Stromes überwog, und dass erst nach Oeffnung desselben die erregende Wirkung des an der K. ausgeschiedenen Jones zur Geltung kam. (Ueber diese Erscheinung siehe auch weiter unten.)

Digitized by Google

e) Auch die sehr häufig beobachtete Verfinsterung der An.-Hälfte kann als Stütze unserer Hypothese verwerthet werden, obgleich hier mehrere nicht unmittelbar klar zu legende Verhältnisse in Betracht kommen, namentlich was die Wanderung der Jonen betrifft. Man kann sich aber sehr gut denken, dass das an der K. abgeschiedene Kali in Bezug auf seine lichterregende Wirkung die eigentlich lichtschwächende des Stromes in der K.-Hälfte des Organs überwindet, während in der An.-Hälfte die ursprüngliche, lichthemmende Wirkung des Stromes zur Geltung kommt.

Was die Resultate von Nr. 2 bis No. 15 betrifft, ist eine ausführliche Discussion derselben überflüssig, es genügt zum grössten Theil das oben Angeführte. Zwei Punkte aber verdienen hervorgehoben zu werden:

α) Die Uebereinstimmung in dem Erregungsvorgang durch den constanten Strom bei den Leuchtorganen mit dem am Muskel und Nerven festgestellten. Auch bei dem Leuchtorgan, grade wie beim Muskel und Nerven, geht die Erregung von der K. aus, sie dauert, wie es beim Muskel und ebenfalls bei Nerven, freilich noch nicht bei allen, festgestellt ist, auch während der Dauer des Stromes fort, und es treten, worüber gleich ausführlicher gehandelt werden wird, wie beim Muskel und Nerven Oeffnungserregungen ein. Einen unschätzbaren Vortheil hat aber die Beobachtung der Erregungserscheinungen am Leuchtorgan vor der am Muskel und Nerven voraus, dass sie bequem mit blossem Auge, ohne Anwendung complicirter Apparate, angestellt werden kann. Selbst an sehr reizbaren Organen beträgt das Latenzstadium immer einen ohne Weiteres bemerkbaren Bruchtheil einer Sekunde, bei ermüdeten Organen verlängert sich dasselbe sogar bis auf mehrere Sekunden. Ebenso ist das Fortschreiten der Erregung von der K. aus bequem mit blossem Auge zu verfolgen.

β) Das sichtbare, von einer gewissen Dauer des Stromes abhängige Fortschreiten der Erregung erinnert lebhaft an die Wanderung der Jonen in einem Elektrolyten; es genügt aber auf diesen Umstand aufmerksam gemacht zu haben, da eine genaue Erklärung in jedem Fall für jetzt wohl noch nicht zu geben ist. Die Reizbarkeit der Organe und die verschiedene Reizbarkeit einzelner Theile derselben sind hierbei offenbar von hervorragender Wichtigkeit.

Das in No. 15 Mitgetheilte ist für die Aehnlichkeit der Er-

Digitized by Google

regungserscheinungen am Muskel, Nerven und Leuchtorgan von ganz besonderem Interesse.

Auch bei den Leuchtorganen giebt es eine positive Nachwirkung, eine Oeffnungserregung, welche meist ein sehr langes Latenzstadium hat, aber dafür auch oft längere Zeit in sehr brillanter Weise anhält.

Einem sehr merkwürdigen Umstand aber begegnen wir bei den Leuchtorganen, dass nämlich die Oeffnungserregung nicht nur an der An., sondern auch in einer Reihe von Fällen an der K. auftritt.

Für die Erklärung dieser Thatsache ist es gewiss nicht ohne Bedeutung, dass bei Anwendung unpolarisirbarer Elektroden fast regelmässig die Oeffnungserregung an der K. stattfindet, während sie nur wenige Male an der An. zur Beobachtung kam. In diesen wenigen Fällen beschränkte sich die Erregung auf einen Lichtpunkt an der An. und nur einmal trat stärkeres Glühen in grösserer Ausdehnung an der An. ein. Umgekehrt findet bei Benutzung von polarisirbaren Elektroden die Oeffnungserregung überwiegend häufiger an der An. statt.

Dies spricht dafür, dass die von der An. ausgehende Oeffnungserregung einer Polarisation der Elektroden ihren Ursprung verdankt. Für diesen Polarisationsstrom bildet die leuchtende Schicht die Schliessung, während die Elektroden und die nicht leuchtende Schicht das galvanische Element repräsentiren. Ich brauche nicht daran zu erinnern, wie nahe es liegt, Vergleiche mit den Oeffnungserregungen am Nerven und Muskel anzustellen, für welche ja in letzter Zeit vielfach ebenfalls ein Polarisationsstrom, wenn auch nicht von den Elektroden ausgehend, sondern auf innerer Polarisation beruhend, als Ursache angenommen wird.

Dass auch bei Anwendung unpolarisirbarer Elektroden hin und wieder eine, wenn auch meistens unbedeutende, Oeffnungserregung an der An. stattfindet, wird verständlich, wenn man sich erinnert, dass amalgamirtes Zink in käuflicher Zinkvitriollösung nicht absolut frei von Polarisation ist, namentlich wenn Ströme von der Stärke, wie die in meinen Versuchen benutzten, zur Anwendung kommen. — Nicht so klar liegen die Verhältnisse in Bezug auf die Oeffnungserregung an der K. Um den Leser nicht durch unnütze Speculationen zu ermüden, will ich nur diejenige Erklärungsweise anführen, welche mir die einfachste und natürlichste erscheint.

Digitized by Google

Nach meiner schon wiederholte Male ausgesprochenen Idee tritt die erregende Wirkung des Stromes dann ein, wenn der Einfluss des elektrolytischen Processes stärker ist als die lichthemmende Wirkung des Stromes an sich. Da nun bei den von mir benutzten unpolarisirbaren Elektroden einmal nur eine relativ geringe Dichtigkeit des Stromes möglich, ausserdem günstige Gelegenheit gegeben ist, dass die Jonen von den feuchten Thonelektroden zum Theil schnell aufgesaugt und somit in ihrer Wirkung geschwächt werden, so ist es klar, dass in diesem Falle Erregungserscheinungen nur bei sehr bedeutender Stromstärke auftreten können und ferner wird es verständlich, dass die Erregung nur auf die K. beschränkt bleibt. Bei Oeffnung des Stromes ändern sich aber die Verhältnisse: es fällt dann die lichthemmende Wirkung des Stromes an sich fort und das an der negativen Elektrode ausgeschiedene Jon kann nun seine Wirkung entfalten.

Warum aber bei Anwendung polarisirbarer Elektroden verhältnissmässig selten eine Oeffnungserregung an der K. stattfindet, dürfte darin seine Erklärung finden, dass, wie wir früher gesehen haben, die K.-Hälfte des Leuchtorgans im Allgemeinen leichter und schneller erschöpft wird als die An.-Hälfte. Bei meinen unpolarisirbaren Elektroden ist aber die Erschöpfung der K.-Hälfte offenbar eine nur ganz unbedeutende, daher das häufige Auftreten der Oeffnungserregung an der K.

β) Discussion der über die Wirkung von Inductionsströmen gewonnenen Resultate.

Unter Hinweisung auf das bei Anführung der einzelnen Versuche Gesagte bleibt hier nur wenig nachzutragen übrig. Auch bedürfen diese Versuche dringend der Wiederholung mit einem Apparat, welcher gestattet, entweder nur mit Schliessungs- oder nur mit Oeffnungsschlägen zu arbeiten, denn, wie sich klar herausgestellt hat, überwiegt sowohl was die Erregung als was die Schwächung des Lichtes betrifft, in vielen Fällen eine Elektrode. Mit grosser Wahrscheinlichkeit ist anzunehmen, dass die Schliessungsschläge ihrer längeren Dauer wegen die wirksameren sind, während die viel schneller verlaufenden Oeffnungsschläge häufig ganz wirkungslos bleiben. Von der Reizbarkeit des Organs wird es wesentlich abhängen, ob die Schliessungsschläge an der K. Erregung oder an der An. Schwächung des Lichtes hervorbringen.

Digitized by Google

Bei sehr reizbaren Organen wirken auch die Oeffnungsschläge erregend und es erglüht dann in diesen Fällen gleichzeitig das ganze Organ, ohne dass es möglich wäre, den Ausgang der Erregung von einer bestimmten Elektrode aus zu constatiren.

Ob überhaupt Erregung oder Schwächung, ja Aufhebung des Lichtes, nicht nur an einer Elektrode, sondern im ganzen Organe, eintritt, wird ebenfalls wieder davon abhängen, ob die lichtschwächende Wirkung des Stromes stärker ist, als die erregende der Elektrolyse.

Im Allgemeinen steht fest, dass die Empfindlichkeit der Leuchtorgane für inducirte Wechselströme viel geringer ist als die für den constanten Strom, auch ist die Erregung an eine in nicht zu weiten Grenzen schwankende Anzahl von Stromesunterbrechungen in der Minute gebunden. Sehr starke und sehr rasch aufeinander folgende Schläge bringen wie wir sahen fast immer Schwächung oder Aufhebung des Lichtes hervor.

Interessant und bedeutsam ist die lange Dauer des Latenzstadiums, dieselbe wird verständlich, wenn man nicht den Strom an sich, sondern die Elektrolyse als Ursache der Erregung betrachtet.

Eine Erregung, welche einige Zeit nach Sistirung der Inductionsschläge auftritt, hat man aus naheliegenden Gründen am Muskel und Nerven nicht beobachten können; am Leuchtorgan der Cucuyo's kann man dieselbe in ausgezeichneter Stärke, wenn auch nicht häufig, wahrnehmen. Dass diese Oeffnungserregung, welche ebenfalls ein langes Latenzstadium zu haben pflegt, einem Polarisationsstrome seine Entstehung verdankt, kann wohl nicht bezweifelt werden. Welche Stärke dieser Polarisationsstrom erreichen kann, beweist der Versuch, in welchem 120 in der Minute vermittelst des Märzel'schen Metronoms ausgeführte Unterbrechungen des primären Stromes, zwar keine directe erregende, wohl aber eine sehr starke Nachwirkung hervorbrachten.

VIII. Ueber das Wesen der Lichtentwicklung in den Leuchtorganen.

Dass das Leuchten der Leuchtorgane auf einem Oxydationsprocess beruht, darüber kann kein Zweifel bestehen (siehe Pflüger l. c.), alle Thatsachen sprechen dafür. Was speciell meine

Digitized by Google

Untersuchungen an den Cucuyo's betrifft, so kann ich die in dieser Richtung von vielen ausgezeichneten Forschern an Lampyriden angestellten Versuche nur bestätigen und verweise daher auf die citirte vortreffliche Anhandlung von Pflüger.

Für mich nehme ich nur die schärfere Unterscheidung des von mir so genannten Zellenlichtes von dem Tracheenlicht oder Gebläselicht in Anspruch, eine Unterscheidung, welche freilich nur auf der verschiedenen Intensität des Lichtes beruht, aber bei den Versuchen über Reize eine wichtige Rolle spielt. Alle noch so kräftigen Reize, seien es mechanische, chemische oder elektrische, können nie mehr als im besten Fall den höchsten Grad des Zellenleuchtens hervorbringen, nur ein Strom atmosphärischer Luft und speciell des Sauerstoffes derselben ist im Stande, die Leuchtkraft auf das höchst möglichste Maass zu steigern. Während alle Versuche über Reizwirkungen im dunklen Zimmer angestellt werden müssen, ist das durch die Respirationsbewegungen vermittelte sogenannte Tracheenleuchten auch bei hellstem Sonnenlicht bemerkbar.

Viel schwieriger ist die Frage zu entscheiden, ob allein der Athmungsprocess des lebenden, reizbaren Protoplasmas der Leuchtzellen das Leuchten verursache, oder ob es sich hier um eine besondere leuchtende Substanz handle. Wenn Pflüger (l. c. S. 296) sagt, dass eigentlich alle Zellen in Brand stehen, nur dass wir das Licht mit unserem leiblichen Auge nicht sehen können, hat er das Richtige doch wohl nur annähernd getroffen; unzweifelhaft müssen die Leuchtzellen mit ganz besonderen Eigenschaften begabt sein, welche anderen Zellen abgehen, denn dass es nicht allein die Lebhaftigkeit der Respiration ist, welche das Leuchten bedingt, dafür sprechen unter Anderem schon die an leuchtenden Pilzen gemachten Erfahrungen. So sagt Fabrè am Schluss seiner Abhandlung über den Agaricus olearius (Recherches sur la phosphorescence de l'Agaricus d'Olivier, in Ann. des sc. nat. 1855, T. IV, citirt nach Julius Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen, 1865, p. 306): Jedenfalls ist aber anzuerkennen, dass ganz besondere Einrichtungen vorhanden sein müssen, welche bei dem Pilz das Leuchten als eine Folge der Athmung auftreten lassen, denn die Blüthen der Aroideen, selbst die von Cucurbita bilden verhältnissmässig weit grössere Mengen Kohlensäure und erwärmen sich, ohne zu leuchten.

Digitized by Google

W. Pfeffer sagt in seiner Pflanzenphysiologie (1881, Bd. II, p. 420 u. 421): Es bedarf aber natürlich specifischer Eigenschaften, um durch die Athmungsthätigkeit Lichtentwicklung zu erzeugen, die bei viel intensiver athmenden Pflanzentheilen, auch bei ebenso energisch wie Agaricus olearius athmenden Pilzen, nicht zu Stande kommt.

Von hervorragendem Interesse ist, was Pfeffer weiter unten sagt: Durch welche besondere Vorgänge in den lebendigen Zellen Lichtentwicklung erzielt wird, ist unbekannt. So muss es auch unentschieden bleiben, ob es sich um Production eines Stoffes handelt, der mit Zutritt des Sauerstoffes ohne weiteres Zuthun des lebendigen Organismus leuchtet. Wahrscheinlich ist dieses freilich nicht, da mit Hemmungen oder Vernichtung der Lebensthätigkeit das Leuchten sofort sistirt wird.

Dieser letztere von Pfeffer hervorgehobene Umstand ist es, womit wir uns zunächst zu beschäftigen haben.

Ich habe Zerzupfungspräparate von Leuchtorganen, welche im Finstern, der Berührung mit der Luft ausgesetzt, deutliche Lichtentwicklung zeigten, mit dem Schacht'schen Compressorium so weit zerquetscht, dass jede Spur einer Zusammensetzung aus Zellen vernichtet war und doch stellte sich bei Aufhören des Druckes und Zutritt von Luft das verschwundene Licht wieder her.

Zwei Umstände wirken bei diesem Versuche gleichzeitig lichtvernichtend, der mechanische Druck und die Entziehung des Sauerstoffes. Dass eine selbst lange, bis 1 Stunde und mehr dauernde Entziehung des Sauerstoffes ohne Schaden für die Wiederherstellung der Leuchtthätigheit ertragen werden kann, haben die oben mitgetheilten Versuche über unter Oel asphyctisch gewordene Cucuyo's gelehrt, ob aber ein starker mechanischer Insult, der vollkommene Vernichtung der zelligen Structur herbeiführt, auch wirklich im Stande ist, die Lebensfähigkeit des Protoplasmas der Leuchtzellen nur für eine Zeit lang zu vernichten, oder ob die Wiederkehr des Leuchtens bei nachlassendem Druck und erneutem Luftzutritt, einem von den Leuchtzellen producirten Stoff, der bei Berührung mit Sauerstoff leuchtet, zugeschrieben werden muss, darüber giebt unser Versuch keinen direkten Aufschluss.

Zerreibt man ein Leuchtorgan im Finstern zwischen den Fingern, so leuchten dieselben stark und jede Reibbewegung

bringt eine Zeit lang verstärkes Leuchten hervor, bis dasselbe endlich nach kürzerer oder längerer Zeit erlischt. Aber noch 1½ bis 2 Stunden nachher kann man die Finger wieder leuchtend machen, wenn man dieselben in Wasser, vorzüglich aber in dünnem Seifenwasser wäscht.

Eine Thatsache, die auch schon früher betont wurde, folgt mit Sicherheit aus dieser Beobachtung, nämlich dass für Fortdauer des Leuchtens nicht nur Sauerstoffzutritt, sondern auch Feuchtigkeit erforderlich ist.

Was aber die Lebenszähigkeit des Protoplasmas der Leuchtzellen betrifft, so steht es dem Beobachter vollkommen frei, sich dieselbe so bedeutend vorzustellen, dass sie auch die grössten mechanischen Insulte überwindet, oder anzunehmen, dass die Wiederkehr des Leuchtens nicht dem lebenden Protoplasma, sondern einem von demselben producirten Stoffe zuzuschreiben ist.

Für die Discutirung dieser Frage scheint mir, bevor dieser leuchtende Stoff wirklich nachgewiesen ist, eine Thatsache von hoher Bedeutung, nämlich die schon oben erwähnte, dass der Leuchtprocess Hand in Hand geht mit der Production eines grüngelben Farbstoffes, welcher diffus in den Leuchtzellen vertheilt ist. Dass es sich wirklich um die Bildung eines Farbstoffes und nicht blos um vorwaltende Emission von Lichtstrahlen bestimmter Wellenlänge durch das leuchtende Protoplasma handelt, geht daraus hervor, dass man diesen Farbstoff fixiren kann.

Oben wurde schon erwähnt und ist für die Lampyriden ebenfalls festgestellt, dass bei Beleuchtung von Tageslicht die leuchtende Schicht ein durchscheinendes, wachsartiges, gelbgrünes Aussehen hat, welches beim Absterben derselben in ein kreidig weisses übergeht. Fügt man nun einem lebhaft leuchtenden Leuchtorgan einige Tropfen der von Moleschott in die Technik der Histologie eingeführten starken Kalilösung zu, so stirbt das Organ augenblicklich ab, behält aber sein wachsartiges, gelbgrünes Aussehen. Absoluter Alkohol, welcher ebenso wie Glycerin die Leuchtkraft sofort vernichtet, conservirt diesen Farbstoff nicht, die Organe erscheinen nach Einwirkung dieser Reagentien rein weiss.

Im normalen Verlauf des Leuchtprocesses wird dieser interessante Farbstoff ebenso schnell verzehrt als er gebildet wird, dass jedoch Reste desselben im Innern der Leuchtzellen oder auch

Digitized by Google

frei zwischen denselben zurückbleiben, wurde schon in einem der vorhergehenden Kapitel erwähnt. Für die Qualität des von den Leuchtorganen ausgestrahlten Lichtes ist dieser transparente Farbstoff gewiss von Bedeutung, er erklärt die vorwiegend gelbgrüne Färbung desselben.

Am Schlusse dieser Abhandlung erlaube ich mir meine persönliche Meinung dahin auszuprechen, dass in der That ein Stoff in den Leuchtzellen durch die Lebensthätigkeit des Protoplasmas gebildet wird, welcher bei Berührung mit Sauerstoff leuchtet. Die Production dieses Stoffes ist eine specifische Energie der Leuchtzellen, welche sehr wohl mit der auf Production specifischer Stoffe gerichteten Thätigkeit der Drüsenzellen verglichen werden kann. Vielleicht wird sich bei dem Studium der Entwicklungsgeschichte der Leuchtorgane herausstellen, dass dieselben als eigenthümlich gebaute Hautdrüsen aufzufassen sind.

Die Darstellung dieses Leuchtstoffes ist für mich nur eine Frage von Zeit und Geduld. Dass sich die Cucuyo's, der Grösse ihrer Leuchtorgane, namentlich des Bauchleuchtorgans wegen viel besser als die Lampyriden für die Darstellung dieses Stoffes eignen, ist selbstverständlich.

In meiner oben citirten Mittheilung in Pflüger's Archiv habe ich den ungeheuer grossen Reichthum der Asche von Leuchtorganen an Phosphorsäure betont. Diese Phosphorsäure kann entweder an das ebenfalls auffallend reichlich vorhandene Kali gebunden sein, oder sie verdankt ihre Entstehung der Verbrennung eines phosphorhaltigen Körpers. Die letztere Annahme wird fast zur Gewissheit erhoben durch den Umstand, dass die in der nicht leuchtenden Schicht reichlich vorhandene Harnsäure nicht frei, sondern an eine Base gebunden auftritt. Die gefundenen, ganz unbedeutenden Quantitäten von Kalk reichen nicht zur Sättigung der Harnsäure hin, wir sind also berechtigt, die Urate der nichtleuchtenden Schicht als wesentlich aus harnsaurem Kali bestehend anzusehen. Indem wir die unmöglichen Fabeln von der Bildung des selbstentzündlichen Phosphorwasserstoffes vollkommen bei Seite lassen, will ich doch die Momente hervorheben, welche dem Leuchten des weissen Phosphors und der Leuchtmasse der Leuchtorgane gemeinsam sind.

Wie sanft zerriebener Phosphor so zeigt auch das z. B. zwischen den Fingern zerriebene Leuchtorgan ein wellenartiges An-

Digitized by Google

und Abschwellen des Lichtes, wobei man ebenfalls den Eindruck empfängt, dass sich leuchtende Nebel von der geriebenen Stelle aus verbreiten. Unbefangene Personen, denen ich diesen Versuch häufig vormachte, stellten meistens ohne Weiteres den Vergleich mit dem Leuchten einer rauhen Fläche an, auf welcher man ein Phosphorhölzchen entzündet hat.

Sollte es sich bestätigen, dass wirklich leuchtende Nebel von unserem supponirten Leuchtstoff aufsteigen, so wäre ein bedeutender Schritt zur Erklärung des von mir sogenannten Tracheenleuchtens gethan, es wäre sofort einleuchtend, dass die mit dampfförmigem Leuchtstoff gefüllten Tracheen bei Zutritt von Sauerstoff eher aufleuchten als die Leuchtzellen selbst. Hierzu ist aber, der Erfahrung gemäss, ein starker Strom von Sauerstoff nöthig, ein Umstand, der mich veranlasste, das einfache Zellenleuchten von dem Gebläseleuchten zu unterscheiden.

Meines Wissens nach hat noch Niemand das von leicht zerriebenem Phosphor ausgestrahlte Licht spectralanalytisch untersucht und doch ist diese Frage für unsere vorliegende Untersuchung nicht ohne Interesse. Leider muss ich die Entscheidung derselben für eine günstigere Gelegenheit aufschieben, da sonderbarer Weise in Laguna de Terminos, wo ich mich seit einiger Zeit aufhalte, kein Stückchen Phosphor aufzutreiben ist und ich die Veröffentlichung dieser Arbeit nicht noch mehr verzögern will.

Laguna de Terminos, 18. März 1886.

Digitized by Google

Eine Abänderung der Färbung mit Hämatoxylin und chromsauren Salzen.

Briefliche Mittheilung an Prof. Waldeyer.

Von

R. Heidenhain.

Die von mir vor einiger Zeit beschriebene Färbung mit Hämatoxylin und Kali bichromicum hat den Nachtheil, dass die ursprünglich schwarz tingirten Präparate leicht vergilben und damit unbrauchbar werden. Die folgende Abänderung des Verfahrens ist von diesem Uebelstande frei.

Die in Alkohol oder besser zuerst in Pikrinsäure (gesättigte Lösung) und darauf in Alkohol erhärteten Gewebsstücke werden auf 12—24 Stunden in eine wässerige Lösung von Hämatoxylin ($^1/_3$ %) und darauf in eine $^1/_2$ %ige Lösung des gelben einfach chromsauren Kali's (statt des rothen doppelt chromsauren Kali's), ebenfalls auf 12—24 Stunden gebracht. Sodann Entwässerung in Alkohol, Durchtränkung mit Xylol, Einschmelzen in Paraffin.

Feine Schnitte, in Xylol aufgehellt, zeigen eine graublaue Färbung, welche das Chromatin der Kerne wie die protoplasmatischen Strukturen annehmen. Man erhält damit ausgezeichnete Tinktion der Protoplasmanetze (z. B. in Schleimzellen, Becherzellen u. s. f.), sowie ganz reine Kerntinktionen.

Bei Vorbehandlung mit Pikrinsäure eignet sich diese Methode vorzüglich zum Studium der Mitosen und hat vor den üblichen Behandlungsweisen zur Darstellung der letzteren den Vorzug, dass

Digitized by Google

sie Stückfärbung (natürlich dürfen nur kleine Stücke benutzt werden) statt der Färbung einzelner Schnitte gestattet. Ich habe bei Säugethier-Geweben nie schönere Mitosen-Bilder gesehen, als sie z. B. die Lieberkühn'schen Drüsen nach jener Behandlungsweise zeigen. Hier trifft man nämlich unter Umständen auf eine selten reichliche Kerntheilung, worüber bald Näheres mitzutheilen ich mir vorbehalte. Die Chromatinfäden zeigen oft auf das Deutlichste die Zusammensetzung aus Körnchen, die ich bei Säugethieren mit Anwendung der bisherigen Methoden nie habe sehen können.

Digitized by Google

Spermatologische Beiträge.

Von

v. la Valette St. George.

Dritte Mittheilung.

Hierzu Tafel XIV, XV und XVI.

Bufo cinereus.

Wenn ich auch bereits vor längerer Zeit nach Anwendung stärkerer Linsensysteme meine früheren Angaben über den subtilen Bau der Samenkörper von Bufo cinereus oder vulgaris[1]) richtig stellen konnte, so mag es doch nicht überflüssig sein, noch einmal auf dieses Thema in Wort und Bild zurückzukommen.

Die Mittheilung, welche von mir darüber im Jahre 1881 Herrn Collegen Krause in Göttingen auf dessen Wunsch gegeben wurde und sich in den Nachträgen zum ersten Bande des Handbuches der menschlichen Anatomie abgedruckt findet[2]), lautet, wie folgt:

„Es handelt sich bei **Bufo cinereus**, sowie **calamita** und **viridis** nicht um einen Spiralsaum, sondern um zwei gleich starke Schwänze, die vermöge einer dünnen Membran bis nahe an ihr freies Ende untereinander verbunden sind, nach Zusatz von Reagentien aber auseinander fahren."

1) v. la Valette St. George, Ueber die Genese der Samenkörper. Vierte Mittheilung. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XII. 1876. S. 806. Taf. XXXV.

2) W. Krause, Nachträge zur allgemeinen und mikroskop. Anatomie. 1881. S. 87.

Digitized by Google

Diese Angaben scheinen sowohl Leydig[1]) als Pflüger[2]), welche die Samenkörper der grauen Kröte neuerdings untersucht haben, unbekannt geblieben zu sein, was ich annehmen muss, weil Pflüger bezüglich des Baues der Schwanzflosse sich nur auf Leydig bezieht und Leydig der oben citirten Darstellung mit keinem Worte gedenkt.

Ebensowenig hat Leydig die sehr ausführliche und genaue, fünf Seiten umfassende Schilderung der Structur der Samenkörper von Bufo vulgaris, welche Jensen[3]) in seiner an trefflichen und werthvollen Beobachtungen reichen Schrift über die Structur der Samenfäden bereits vor dem Abdruck meiner kurzen Notiz bei Krause veröffentlicht hat, einer Berücksichtigung gewürdigt, obwohl er dessen Arbeit zwei Seiten nachher anführt.

Eine erneute Prüfung des in Rede stehenden Objectes zeigt mir Folgendes:

Die Spermatosomen der gemeinen Kröte bestehen aus einem pfriemenförmigen Kopfe von 0,022—0,026 mm Länge und 0,0017 mm Dicke. Bald ist derselbe einfach sichelförmig gebogen, bald zeigt er eine mehr oder weniger stark ausgesprochene Doppelbiegung. Das vordere Ende läuft in eine sehr feine Spitze zu, welche zuweilen auf eine Länge von 0,0035 mm schärfer abgesetzt erscheint, meistens jedoch sich unvermerkt in den übrigen Theil des Kopfes erbreitert.

Der Schwanz, welcher vom verdickten Theil des Kopfes ausgeht, ist 0,043—0,052 mm lang und zeigt einen eigenthümlichen Bau, wie derselbe bisher nur bei den Bufonen gefunden wurde.

Er setzt sich zusammen aus zwei Fäden, von denen der eine, kürzere, mehr geradlinig, der andere, längere, mehr gebogen verläuft. Meist erscheint der stärker gebogene Faden, welcher sich continuirlich bis zum Ende des Schwanzes verfolgen lässt, namentlich von der Kante gesehen, etwas dicker als der gestreckte; niemals findet das umgekehrte Verhältniss statt. Der kürzere Faden ist oben, wo er vom Kopfe ausgeht, wohl von gleicher Dicke wie

1) Leydig, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. 1883. S. 109 und 110. Fig. 87.

2) Pflüger, Archiv für die gesammte Physiologie des Menschen und der Thiere. Bd. XXXII. 1883. S. 550.

3) Jensen, Die Structur der Samenfäden. 1879. S. 11--15. Fig. 20—23.

Digitized by Google

der längere, verschmälert sich jedoch nach abwärts, bis er etwa 0,008 mm vom Ende sich an den dickeren Faden, welcher allein das Schwanzende bildet, anschliesst. Taf. XIV, Fig. 2—5.

Beide Fäden werden unter sich verbunden durch eine äusserst dünne, im grössten Abstande 0,003 mm breite, durchsichtige Membran, welche eben dieser Durchsichtigkeit wegen von mir bei der ersten Beobachtung des Gegenstandes übersehen wurde, was Anderen vor und nachher ebenso passirt ist (Eimer [Bufo viridis], Balbiani etc.) und um so leichter geschehen kann, als wirklich unter Umständen nur ein einziger Faden gesehen wird oder auch zwei getrennte, weit auseinander weichende Fäden wirklich zur Anschauung kommen.

Es zeigt somit der Schwanz die Gestalt eines Blattes der Schwertlilie, dessen Ränder von je einem verdickten Saume begrenzt werden, welche unter Umständen als zwei getrennte Fäden erscheinen.

Dies geschieht, sobald man rothes Anilin oder Hämatoxylin dem Präparate hinzusetzt; nach einigem Suchen wird man Samenkörper auffinden, deren Schwanzfäden weit getrennt oder gar in entgegengesetzter Richtung auseinander gewichen sind. Taf. XIV, Fig. 6.

Was die Bewegung der Spermatosomen von Bufo cinereus betrifft, so erscheint dieselbe je nach der Untersuchungsflüssigkeit verschieden.

Im Hodensafte selbst fehlt sie durchaus, unter Jodserum ist sie sehr schwach, bei Speichelzusatz ist sie recht lebendig; der Schwanz undulirt in der Längsrichtung und beschreibt Kreisschwingungen, schlägt sich auch leicht um das Kopfende herum und bewegt sich dort in kurzen Wellen weiter. Dem Kopfe wird durch die Schwingungen der Flosse eine zitternde bohrende Vorwärtsbewegung mitgetheilt, wobei Eigenbewegung desselben nicht ausgeschlossen ist.

Wasser wirkt in derselben Weise, jedoch energischer auf die Lebensäusserungen der Samenkörper und entzieht die einzelnen Objekte bald der Betrachtung.

Wie ich in meinen früheren Mittheilungen wiederholt und ausführlich dargethan habe, bleiben Reste der ursprünglichen Zellsubstanz, nachdem diese zum grössten Theile in den Schwanz des Samenkörpers aufgegangen ist, noch eine geraume Zeit lang am

Digitized by Google

Kopfe, zwischen diesem und dem Schwanze und an letzterem selbst haften.

Bei Bufo cinereus tritt dies ganz besonders in die Erscheinung. Der Kopf, der sich aus der festen Substanz des Kernes,. welche sich oft in wunderlichen Formen verdichtet, hervorgeht, lässt oft noch lange an dem sich lebhaft bewegenden Spermatosom einen ihn umhüllenden Protoplasmamantel erkennen, welcher allmählich in Form eines Ballens nach dem dicken Ende des Kopfes abwärts rückt und zuletzt ein 0,003 mm langes Zwischenstück bildet, welches die Schwanzflosse mit dem Kopfe verbindet. In diesem machen sich zwei dickere kurze Stränge bemerkbar, die in die Randfäden der Flosse übergehen. Bei weiterer Entwickelung schwindet auch dieser letzte Rest der Zellsubstanz der Spermatide. Taf. XIV, Fig. 2—5.

Bei der Tinction mit Anilinfarben bleibt die Spitze des Samenkörpers etwas heller.

Hämatoxylin lässt den Kopf des Spermatosoms aufquellen und vergehen; Spitze und unteres Ende bleiben noch sichtbar, wenn der mittlere Theil bereits zerstört ist.

Ganz in Uebereinstimmung mit Pflüger finde ich die Samenkörper von Bufo calamita, welche ich neuerdings wieder untersuchen konnte, denen von Bufo vulgaris sehr ähnlich, nur kürzer und dünner. Das Köpfchen mass 0,017—0,021 mm. Der Schwanz schien im Verhältniss etwas länger, 0,045—0,070 mm, ebenso die Flosse etwas breiter: 0,004 mm. Das Spitzchen des Kopfes zeigte sich etwas schärfer abgesetzt und kürzer, 0,0017 mm lang.

Noch ein paar besondere, auffallende Erscheinungen möchte ich hier anmerken, um solche, die diese Dinge etwa nachuntersuchen wollen, darauf aufmerksam zu machen.

Mehrmals sah ich den Kopf des Samenkörpers in ganz regelmässigen Touren korkzieherförmig gewunden, auch zwei Köpfe in solchen Windungen miteinander verbunden.

Dann beobachtete ich wiederholt Samenkörper, welche gleiche Form wie die übrigen zeigten, jedoch um zwei Drittel, sogar um das Doppelte grösser waren und doch erschienen dieselben weder gequollen noch liess sich ein, durch theilweises Aufeinanderliegen zweier Objecte entstandenes Trugbild constatiren. Taf. XIV, Fig. 7 und 8.

Digitized by Google

Kaum unter Hunderten von Samenkörpern sieht man einen, von diesem so merkwürdigen und auffälligen Grössenunterschied. In allen Präparaten — allerdings oft nach längerem Suchen — kamen sie zur Anschauung, jedoch unverkennbar, wie ich sie auch den Collegen Nussbaum und Barfurth demonstriren konnte. Bei Bufo calamita habe ich dieselbe seltsame Erscheinung beobachtet.

Spengel[1]) beschreibt die Samenkörper von Alytes obstetricans als versehen mit einem vorn spitzig zulaufenden stäbchenförmigen Kopf und einem etwa doppelt so langen Schwanz, an dem sich eine schöne indulirende Membran entlang ziehe und lässt die von Bufo vulgaris jenen durchaus ähnlich sein.

Da ich erstere ebenfalls früher untersucht habe, so kann ich obiger Angabe wohl für Alytes beitreten, muss jedoch ebenso bestimmt auf die Unterschiede der Samenkörper beider Thiere hinweisen.

Bei Alytes geht der 0,029 mm lange, am unteren Ende 0,0017 mm dicke Kopf in einen 0,078 mm langen, sehr fein zugespitzten und fast gerade verlaufenden Faden über. An diesem sitzt der mit viel feinerem Randfaden versehene Wimpersaum an, im grössten Abstande 0,0052 mm breit, und zeigt starke wellenförmige Biegungen, wie solches auch Leydig l. c. S. 73, Taf. V, Fig. 49 richtig darstellt.

Wiederholt und recht eingehend hat sich Leydig[2]) mit den Samenelementen der gemeinen Kröte beschäftigt. Ich bedaure, manchen seiner Angaben widersprechen zu müssen und vermisse an seinen Abbildungen die Uebereinstimmung mit dem wirklichen Sachverhalt. Dass „der Protoplasmaballen und seine mantelartige Fortsetzung am Kopf Umbildungen und Reste des ursprünglichen Zellenprotoplasmas seien“, war von mir längst zur Genüge

1) Spengel, Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg. Bd. III. 1876—77. S. 100.

2) Leydig, Niederrh. Gesellsch. für Natur- und Heilkunde in Bonn. 2. Juli 1877.

— Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. 1877. S. 25. Taf. V, Fig. 47.

— Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. 1883. S. 109 und 110. Taf. VIII, Fig. 87.

Digitized by Google

erwiesen [1]) in den Worten: „Längere Zeit hindurch sieht man noch Protoplasmareste dem Kopfe, zuletzt noch dessen unterem Ende anhängen", und in den Figg. 52—63, welche die Umwandlung der Spermatide in das Spermatosom darstellen, abgebildet.

Dieselben Dinge sehe ich nach wiederholter Untersuchung ebenso wieder, wie ich sie vor zehn Jahren geschildert habe, und will nur noch die Abbildung einer Spermatocyste kurz vor Ausstossung der Samenkörper der früheren Darstellung hinzufügen. Taf. XIV, Fig. 1.

Die „Bewegungserscheinungen in dem gedachten Ballen protoplasmaartiger Substanz" dürften wie bei Bombinator igneus [2]) auf eine Combination von Molekularbewegung der Protoplasmakörnchen mit der Schwingung der, wie es sehr häufig vorkommt, gegen das Kopfende zurückgeschlagenen Schwanzflosse resultiren.

In Betreff des Spitzchens des Kopfendes oder des „Spiessstückes" scheint mir zwischen den Angaben Leydig's, der ein solches beschreibt und in verschiedener Länge abbildet, und der Pflüger's, welcher die Spitze ganz allmählich in den übrigen Theil des Kopfes übergehen lässt, die Wahrheit in der Mitte zu liegen.

An reifen frischen Spermatosomen sieht man nur in einzelnen Fällen die Spitze deutlicher abgesetzt, wenn auch niemals so lang, wie sie Leydig auf Fig. 87a abbildet; für die meisten trifft Pflüger's Schilderung zu.

An solchen, welche längere Zeit in Jodserum gelegen haben, quillt der Kopf auf und verliert seine scharfen Contouren, während das Spitzchen sich vom übrigen Kopfe abhebt.

Dann treten auch wohl die weiteren Zeichnungen am Kopfe hervor, welche Leydig nach Einwirkung von Reagentien wahrgenommen hat; am ganz frischen Präparate sieht man sie nicht, höchstens einen etwas wellig verlaufenden Randcontour.

Was Leydig über den Schwanz der Samenkörper der Kröten sagt, ist eben so wenig zutreffend, wie seine Zeichnung der Natur entsprechend. Er hat allerdings die von mir früher übersehene äusserst dünne Protoplasmaschicht zwischen den beiden

1) l. s. c. S. 807. Taf. XXXV, Fig. 52—63.

2) v. la Valette St. George, Spermatologische Beiträge. Erste Mittheilung. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXV. 1885. S. 583.


Digitized by Google

Randfäden richtig erkannt, meint jedoch, sie durchaus mit der Flosse der Urodelen identificiren zu müssen und bildet demnach auch den geraden Faden als directe Fortsetzung des Körpers dicker ab. Es handelt sich aber in diesem Falle nicht um einen Faden, an welchem ein Flossensaum sitzt, sondern der ganze Schwanz bildet die Flosse, von zwei Randfäden begrenzt, deren längerer, stärker gebogener Faden dicker erscheint, als der kürzere, gestrecktere; es entspricht demnach das Umgekehrte von dem, was Leydig abbildet, dem wahren Sachverhalt.

Auch ist, wie jeder unbefangene Beobachter zugeben muss, die Bewegung der Schwanzflossen bei den Kröten sehr verschieden von der des undulirenden Flossensaumes der Urodelen, da bei jenen sich die Schwingung über die ganze Flosse ausdehnt, bei diesen im Flossensaum ganz besonders zum Ausdruck kommt. Dass der längere Faden das eigentliche Ende des Schwanzes darstellt, finde ich in Uebereinstimmung mit Leydig.

Die Samenkörper unserer gemeinen Kröte sind recht ausführlich und genau von Jensen[1]) beschrieben worden.

Der Darstellung dieses sehr sorgfältigen Forschers kann ich Wort für Wort zustimmen; die Abbildungen, durch welche er seine Beschreibung erläutert, treffen durchaus das Richtige und sind, wenn auch weniger elegant, als die Leydig's, jedoch objectiv und naturgetreu wiedergegeben.

Ich will aus Jensen's Abhandlung nur einige Sätze wiedergeben, welche darthun mögen, wie richtig er die Struktur der Samenkörper von Bufo vulgaris erkannt und geschildert hat. „Der Schwanz besteht aus zwei Strängen, die normaliter durch einen grösseren Zwischenraum von einander geschieden sind. Der eine Strang ist stark wellenförmig gebogen; der andere, etwas dünnere, ist gerade oder fast gerade. Die Stränge sind die Ränder einer Membran; der eine Rand ist länger als der andere und legt sich daher in Falten, dem anderen Rande entlang. Beide Ränder enthalten eine stark lichtbrechende Substanz in der Form von Strängen und heben sich deswegen von der übrigen Membran stark ab. Ohne Zweifel haben sie auch eine dichtere Beschaffenheit als die übrige Membran. Man kann es theilweise direkt beobachten, dass die Stränge auf diese Weise gebildet werden. An

1) A. a. O.

Digitized by Google

dem einen Strang (dem geraden) fehlt nicht selten die scharfe Contour an der inneren oder derjenigen Seite, die dem anderen Strang gegenüber liegt; die lichtbrechende Substanz ist hier wie ausgeflossen, der Strang als solcher ist weniger distinct und ausserordentlich fein geworden und die Aehnlichkeit mit einem Membranrande wird augenfällig. Wenn der Schwanz durch eine stärkere natürliche Maceration angegriffen ist, wird die Membran zerstört, aber die von den Rändern gebildeten (festeren) Stränge erhalten sich unverändert und liegen nun, da die Verbindung zwischen ihnen hinweg ist, ganz unregelmässig weit auseinander."

Die Aehnlichkeit mit der Schwanzflosse der Urodelen verkennt Jensen durchaus nicht, weiss jedoch scharf die Unterscheidungsmerkmale auseinander zu halten.

Hyla arborea.

Der Kopf des Samenkörpers beim Laubfrosch hat die Gestalt eines vorn sehr spitz zulaufenden, hinten stumpf abgerundeten Stäbchens oder Pfriemens von 0,0210 mm Länge und am Hinterende 0,0025 mm Dicke. Der Faden liess sich auf 0,052 mm Länge verfolgen.

Der Kopf trägt ein zuweilen schärfer abgesetztes Spitzchen von 0,0026 mm Länge.

Einzelne Spermatiden liessen sehr schön die Entwickelung des Kopfes aus zuweilen vollkommen getrennten Stücken der tingirbaren Substanz des Kernes verfolgen, sodass ich auch hierin den schönen Beobachtungen Flemming's [1]) über die Spermatogenese von Salamandra mich anschliessen kann.

Ringförmige Anlagen des Kopfes in der Spermatide waren mir schon früher bekannt [2]).

Ueber das Auswachsen des Kernes in den „chromatinhaltigen Abschnitt" des Samenkörpers berichtet auch Gruenhagen [3]).

---

1) W. Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XVIII. 1880. S. 243. Taf. IX, Fig. 56, 57.

2) v. la Valette St. George, Ueber die Genese der Samenkörper. Erste Mittheilung. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. I. 1865. S. 410. Taf. XXIV, Fig. VII, 5.

3) Gruenhagen, Untersuchungen über Samenentwickelung. Vorläufige Mittheilung. Centralbl. f. d. med. Wiss. No. 28. 1885.

Digitized by Google

Kopf und Faden werden durch eine feinkörnige, anscheinend mit der Reife des Spermatosoms immer mehr abnehmende Protoplasmamasse verbunden. Solche Theile von Zellsubstanz haften je nach den Stadien der Entwickelung den Köpfen an und zeigen tanzende Bewegung ihrer Körnchen. Bei längerer Untersuchung unter Wasser schwinden sie mehr und mehr. Unter Speichel erhalten sich die Protoplasmareste länger. Hier sieht man die Körnchenbewegung sehr schön. Tritt sie allein auf, so bleibt der Contour des Protoplasmaklümpchens unverändert. Sehr häufig jedoch biegt sich der feine Schwanzfaden an irgend einer Stelle um. Liegt diese nahe am Kopfe, so klebt das Ende des Fadens an dem Protoplasma an und theilt seine Schwingungen diesem mit, sodass nunmehr dasselbe noch eine zweite, in seiner ganzen Masse heftig undulirende Bewegung erhält, wodurch die Contouren sich wellenförmig verändern. Auch kann diese letztere Bewegung von einem in der Nähe liegenden, sich dem Zellenrest anhängenden Faden herrühren. Oft tritt sie rhythmisch oder zuckend auf, ganz wie die Bewegung des Fadens. Ist der Faden ausgestreckt oder erlischt seine Bewegung, so sieht man nur das Tanzen der Protoplasmakörnchen. Der Zellrest bläht sich immer mehr und mehr auf und die Körnchen treten aus, noch immer in Bewegung.

Die Fortbewegung des ganzen Samenkörpers ist eine aalartig, schlängelnde.

Bei unreifen Spermatosomen, welche alle je nach dem Stadium der fortschreitenden Entwickelung der Spermatide von einem grösseren oder kleineren Mantel von Cytoplasma eingehüllt werden, macht sich in diesem neben den Cytomikrosomen ein bald längerer bald kürzerer Streifen von verdichteter Zellsubstanz bemerkbar, welcher als „Verbindungsstück“, um die Bezeichnung von Retzius[1]) zu acceptiren, noch längere Zeit hindurch Kopf und Schwanzfaden vereinigt. Taf. XV, Fig. 12 und 13. Dieses wenig färbbare Verbindungsstück wird nach und nach auf ein Minimum reducirt und lässt sich noch bei anscheinend fertigen Spermatosomen als ein kleines Knötchen zwischen Kopf und Faden erkennen. Taf. XV, Fig. 14. Derartige Verdickungen kommen auch am Faden vielfach vor, verlieren sich jedoch mit der Reifung der Spermatide.

1) Retzius, Biologische Untersuchungen. 1881. Zur Kenntniss der Spermatozoen. S. 81.


Digitized by Google

Beim Laubfrosch bemerkte ich zuerst bereits im Frühjahr vorigen Jahres den auffallenden Grössenunterschied, durch welchen einzelne Samenkörper sofort in's Auge fallen, wie aus Fig. 16 u. 17 auf Taf. XV leicht ersichtlich.

Es bedarf jedoch auch hier einer längeren Durchmusterung des Präparates, bis man auf ein solches Riesenspermatosom stösst, welches bei gleichen Formverhältnissen eine Grösse des Kopfes bis zu 0,042 mm aufweist, während der Faden, dessen Länge überhaupt beim Laubfrosch sehr unbeständig ist, dieser Grösse nicht entspricht.

Auch Spermatiden bin ich oftmals begegnet, welche zu jenen Samenkörpern gehörten, in verschiedenen Stadien ihrer Entwickelung. Taf. XV, Fig. 15.

Die eigenthümliche Erscheinung, dass zwei Köpfe von Samenkörpern, etwa wie ein Korkzieher mit doppelter Windung, zusammen verflochten waren, sowie zwei Köpfe in derselben Spermatide, kam nicht selten zur Beobachtung.

Die Samenelemente des Laubfrosches sind in letzter Zeit von Leydig[1]) beschrieben und abgebildet worden. Unsere beiderseitigen Angaben und bildlichen Darstellungen des Gegenstandes weichen so sehr von einander ab, dass ich auf den Versuch verzichte, sie in Einklang zu bringen.

Rana esculenta.

Die Samenkörper des grünen Wasserfrosches besitzen einen walzenförmigen Körper, an beiden Enden etwas zugespitzt, von 0,015—0,021 mm Länge und 0,002—0,003 mm Dicke.

Am vorderen Ende bemerkt man in richtiger Lage und bei gutem Licht noch ein kleines, der Spitze ansitzendes Knöpfchen. Nach längerer Einwirkung von Jodserum verblasst der Kopf, wird breiter und kürzer und lässt das Knöpfchen am oberen Ende, sowie eine Verdichtung an der Basis erkennen. Taf. XVI, Fig. 25.

Auch sieht man zuweilen kleine Vacuolen an den Köpfen der Samenkörperchen, wie ich dies auch vielfach beim Laubfrosch und den Kröten wahrgenommen habe; zuweilen zerfallen die Köpfe in mehrere Stückchen. Die Umbildung des Kernes oder

1) Leydig, Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. 1877. S. 101. Taf. V, Fig. 52 und 53.

Digitized by Google

Theile desselben in den Kopf vermochte ich bei den in Rede stehenden Objecten wiederum sehr schön zu verfolgen. Taf. XVI, Fig. 18, 19 und 20.

In gleicher Weise liess sich die Bildung des Fadens aus dem Cytoplasma durch Auswachsen des Zellkörpers unschwer erkennen.

Unter Jodserum oder Augenflüssigkeit zeigten die Spermatiden im letzten Stadium ihrer Entwickelung (Mitte Mai) eine eigenthümliche Struktur ihres Cytoplasma. In demselben liessen sich scharf contourirte, oft netzartig verflochtene Fäden erkennen, auch zuweilen noch ein Klümpchen stark lichtbrechender Substanz, Taf. XVI, Fig. 22, und feine Cytoplasmafäden am oberen Ende, Taf. XVI, Fig. 28.

Längere Zeit hindurch behält der Schwanz Anhängsel von Zellsubstanz, welche jedoch nach und nach schwinden bis auf den einfachen glatten 0,040 mm langen Faden. Taf. XVI, Fig. 21—24.

Von einem undulirenden Saume war keine Spur am Schwanzfaden zu bemerken, und glaube ich wohl kaum, dass die darauf bezügliche Vermuthung Leydig's[1]) sich bewahrheiten wird.

Vorstehende Untersuchungen wurden sämmtlich kurz vor oder nach und während der Laichzeit angestellt.

Beiläufig will ich bemerken, dass ich in einem Falle beim grünen Wasserfrosch nur einen Hoden antraf, welcher jedoch eine Grösse von 7 zu 5 mm besass, während sonst die Durchschnittsgrösse 5 zu 4 mm beträgt.

Auch bei Rana esculenta stiess ich wieder und zwar recht häufig auf sehr grosse Samenkörper, deren Köpfe bis 0,031 mm lang und 0,003 mm dick waren, fand auch die offenbar dazu gehörigen Formen von Spermatiden in ihren aufeinanderfolgenden Entwickelungsstadien auf und habe sie auf Taf. XVI, Fig. 26—32 wiederzugeben versucht. Jedoch liessen sich auch Spermatiden und Samenkörper nachweisen, welche zwischen beiden Extremen die Mitte hielten.

Es scheint demnach diese bisher noch nicht beobachtete, auffallende Erscheinung der so sehr abweichenden Grössendifferenz der Spermatosomen unter den Anuren sehr verbreitet zu sein; ob sie jedoch irgend eine physiologische Bedeutung besitzt, lasse ich dahingestellt und möchte es eher bezweifeln als bejahen.

---

1) l. s. c. S. 112, Taf. V, Fig. 46.

Digitized by Google

Was nun die Spermatogenese dieser **Amphibien** im Grossen und Ganzen betrifft, so muss ich durchaus an dem festhalten, was ich darüber früher mitgetheilt habe.

Mag auch Einzelnes, wie z. B. die Vorgänge bei der Theilung der Spermatocyten genauer erforscht werden, mögen auch manche Autoren meine Benennungen der verschiedenen Entwickelungsstadien nicht acceptiren, diesen andere Namen geben, vielleicht, um auf solche Weise den Schein grösserer Originalität zu gewinnen; die Fundamente sind bis dahin noch nicht erschüttert worden, auf welchen ich das Gesetz der Spermatogenese vor nunmehr zehn Jahren aufzubauen unternommen hatte.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIV, XV und XVI.

Untersuchungsflüssigkeit: Gentianaserum.

Maassstab 3 = 0,00175.

Tafel XIV.

Bufo cinereus.

Fig. 1. Spermatocyste mit reifen Spermatosomen. Maassstab 1 = 0,00175.
Fig. 2—5. Samenkörper in den letzten Stadien ihrer Entwickelung.
Fig. 6. Samenkörper mit Haematoxylin behandelt.
Fig. 7 und 8. Riesensamenkörper in verschiedenen Entwickelungsstadien.

Tafel XV.

Hyla arborea.

Fig. 9. Zerfall des Spermatidenkernes in chromatophile Stücke; während das Protoplasma zum Faden auswächst.
Fig. 10. Spermatide mit Kernstücken und Anlage des Verbindungsstückes.
Fig. 11. Spermatide, in welcher die Kernstücke wieder verschmolzen sind zur Bildung des Kopfes.
Fig. 12. Samenkörper mit Kopf, Verbindungsstück, Faden und Cytoplasmarest mit Mikrosomen.
Fig. 13. Freies Spermatosom mit Verbindungsstück.
Fig. 14. Fertiger Samenkörper.
Fig. 15, 16 und 17. Riesensamenkörper in verschiedenen Stufen ihrer Entwickelung.

Digitized by Google

Tafel XVI.

Rana esculenta.

Fig. 18. Spermatide mit chromatophilen Kernstücken.

Fig. 19—24. Entwickelung der Spermatide zum Spermatosom.

Fig. 25. Etwas aufgequollener Samenkörper mit dunkleren Knöpfchen und Hinterende.

Fig. 26—32. Riesensamenkörper in ihrer Entwickelung.

Ueber die Blutgefässe der Herzklappen.

Von

Dr. **Edmondo Coen** (Bologna).

(Aus dem anatomischen Institut zu Berlin.)

Hierzu Tafel XVII.

Die Frage, ob die Herzklappen (Atrioventriculares und Semilunares) mit Blutgefässen versehen sind oder nicht, erscheint bis jetzt weder in dem einem noch dem anderen Sinne entschieden, obwohl sich manche Autoren mit der Sache beschäftigt haben. Angesichts der Wichtigkeit, welche die Frage sowohl für anatomische als auch für pathologisch-anatomische Gebiete hat, dürfte auch nach Dr. L. Langer's werthvollen Untersuchungen eine erneute Behandlung des Gegenstandes nicht überflüssig erscheinen.

Ich möchte hier auch eine Besprechung der einschlägigen Literatur anschliessen, da dieselbe in der Publication L. Langer's nicht vollständig geboten wird.

Die meisten älteren und auch manche neuere Lehrbücher berichten nichts über den Gegenstand, so z. B. J. F. Meckel[1]) und Hyrtl in den älteren Auflagen[2]).

1) J. F. Meckel, Handbuch der menschlichen Anatomie. Halle und Berlin. 1817.

2) G. Hyrtl, Trattato d'anatomie dell' uomo. Trad.: Lanzilotti Buonsanti. Milano 1874.

Digitized by Google

Gerlach[1]) in seinem Handbuch der Gewebelehre sagt, dass das Endocardium und die Klappen sehr arm an Blutgefässen seien. Derjenige, welcher sich zuerst besonders mit dem Gegenstande befasste, war Luschka, der in einer 1852 publicirten Arbeit[2]) behauptete, dass die Herzklappen reichlich mit Blutgefässen versehen wären, die sich zahlreich, von dem oberen Theile der Klappen ausgehend, gegen den freien Rand hin ausbreiteten. In den Atrioventricularklappen zählte er vier oder sechs dünne Aeste, welche sich über die Klappenoberfläche verbreiten und ein Netz bilden, und ferner sah er, dass einige Aestchen dieses Netzes mit kleinen Gefässen anastomosiren, welche in die Klappen durch die Chordae tendineae eintreten. Diese Resultate erhielt er durch Injection der Coronararterien mit alkoholischer Siegellacklösung.

Luschka setzt in dieser seiner Arbeit hinzu, dass Foerster auch in den Atrioventricularklappen Gefässe mit Blut angefüllt gesehen habe.

In demselben Jahre sagt Kölliker[3]), dass man in den Atrioventricularklappen der Thiere und Menschen kleine Gefässe finden könne, welche von ihrer Basis oder von den papillaren Muskeln herrühren, aber diese seien sehr spärlich; und in bestimmter Weise leugnete er, dass die Semilunarklappen mit Blutgefässen versehen wären. Gegen die Meinung Luschka's behauptet Joseph[4]), dass das Vorhandensein von Blutgefässen in den Herzklappen zu verneinen sei, und Virchow[5]) versicherte, dass er niemals in den Chordae tendineae Blutgefässe gefunden habe.

Luschka indessen bekräftigte in einer zweiten 1859 publicirten Arbeit[6]) über dasselbe Argument seine Ansicht und gab die

1) Gerlach, Handb. d. allg. u. spec. Gewebelehre. Mainz 1848. S. 183.

2) Das Endocardium und die Endocarditis. Virchow's Archiv. 1852. XIV.

3) Kölliker, Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen. Leipzig 1852. Bd. II. S. 488.

4) Ludwig Joseph, Ueber die Ringe und Klappen des menschlichen Herzens. Virchow's Archiv. Bd. XIV. 1858. S. 262.

5) R. Virchow, Reizung und Reizbarkeit. Archiv f. pathol. Anat. 1858. Bd. XIV. S. 56.

6) H. Luschka, Die Blutgefässe der Klappen des menschlichen Herzens. Sitzungsberichte der kais. Acad. der Wissensch. Math.-Nat. Classe. Wien 1859. Bd. XXXVI. S. 367.

Digitized by Google

genauen einzelnen Umstände an bezüglich der Vertheilung der Blutgefässe in den Semilunarklappen, in der Mitralis und Tricuspidalis, so wie auch über die kleinen Gefässe, welche durch die Chordae tendineae gehen und gleichzeitig zur Ernährung derselben und zur Anastomose mit den capillaren Netzen der Klappen dienen.

Frey[1]) in seinem Handbuch der Histologie erkennt die Luschka'schen Sätze nicht an und glaubt, dass nur in den Atrioventricularklappen Gefässchen seien, stellt aber in Abrede, dass sie in den Semilunarklappen vorkämen. Ungefähr ebenso drückt sich Henle[2]) aus, aber er fügt hinzu, dass kleine Gefässe auch durch die Chordae tendineae in das Gewebe der Atrioventricularklappen eindringen. Schweigger-Seidel in Stricker's[3]) Handbuch führt in lakonischer Kürze nur die Luschka'schen Resultate an.

In neueren Lehrbüchern wird die Unbestimmtheit über die Vascularisation der Herzklappen beibehalten; beispielsweise in dem Werke von Sappey[4]) heisst es, dass von den Coronararterien ausgehend sich nur wenige Aeste bis an das Endocardium und in die Atrioventricularklappen ausbreiten, aber es ist nicht die Rede von Blutgefässen in den Semilunarklappen, während man in dem Lehrbuche von Krause[5]) findet, dass das Endocardium auf der inneren Fläche von Blutgefässen frei sei, aber Gefässe in sämmtlichen Klappen und auch in den Chordae tendineae vorkämen. Rosenstein[6]) sagt, dass die Herzklappen Blutgefässe haben und dass die Atrioventriculares reichlich damit versehen seien.

So würde es denn nach der Majorität der angeführten Autoren scheinen, dass das Vorhandensein der Blutgefässe in den Herzklappen anzunehmen wäre und zwar unbestreitbar für die Atrioventricularklappen, in weniger sicherer Weise für die Semilunares.

---

1) H. Frey, Handbuch der Histologie und Histochemie. Leipzig 1867. 2. Auflage S. 453; 5. Auflage S. 538.

2) J. Henle, Handbuch der syst. Anatomie des Menschen — Gefässlehre. Braunschweig 1868. Bd. III. Abth. 1. S. 24.

3) Stricker, Handbuch der Lehre von den Geweben — Herz (Schweigger-Seidel). Leipzig 1871. Cap. 7. S. 184.

4) C. Sappey, Traité d'Anatomie descriptive. Paris 1876. T. II. p. 497.

5) W. Krause, Handbuch der menschlichen Anatomie. Hannover 1876. Bd. I. S. 302—303.

6) G. Rosenstein, Handbuch der Krankheiten des Circulations-Apparates. -- Ziemssen's Sammelwerk, Leipzig 1876. Bd. VI. S. 9.

Digitized by Google

Indessen sind auch in den späteren Arbeiten diese bestehenden Unsicherheiten nicht beseitigt worden. So sagt Cadiat[1]), dass seine Untersuchungen über das Endocardium ihm gezeigt hätten, dass dieses auf jeden Fall frei von Blutgefässen und Lymphgefässen sei, und dass auch die Herzklappen nicht vascularisirt seien. Langer[2]) hat sehr sorgfältig die uns interessirende Frage studirt und ist zu dem Schlusse gekommen, dass das Endocardium von Blutgefässen frei sei, dass die Semilunarklappen im normalen Zustande keine Gefässe haben und dass die Atrioventricularklappen nur Blutgefässe aufweisen, soweit Muskelfasern in sie eintreten, wenn solche Fasern nicht vorhanden sind, sollen auch die Gefässe fehlen. Wenn sich zuweilen Blutgefässe in den muskelfreien Theilen der Atrioventricularklappen oder in den Semilunarklappen vorfinden, so meint der Verfasser, dass dieselben als eine Anomalie bezw. Varietät anzusehen seien, während diejenigen, welche man in den Klappen bei entzündlichen Processen findet, einem Neubildungsprocess zuzuschreiben wären. Diese Schlüsse werden vollständig von Quain[3]) in seinem vortrefflichen Lehrbuch der Anatomie angenommen, so wie von Toldt[4]) in seinem Lehrbuch der Gewebelehre.

Aus Allem geht klar hervor, dass über die Vascularisation der Klappen verschiedene Meinungen bestanden haben und zum Theil bei dem Ansehen, welches Luschka's, W. Krause's u. A. Angaben mit Recht geniessen, noch bestehen, wenn auch L. Langer's gründliche Untersuchung neuerdings mehrfach Zustimmung gefunden hat.

Weil ich einige Untersuchungen auch an Herzen von Hausthieren, wie Hunden und Katzen, gemacht habe, so möchte ich hier noch anfügen, dass auch in den Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie und Zootomie nur karge und unbestimmte Nachrichten über die Gefässe der Klappen sich finden. So sagt z. B.

---

1) Cadiat, Étude sur l'anatomie et physiologie du coeur. Bullet. de l'Acad. de Paris. 1879. Série 2. Tom. VIII.

2) Ludwig Langer, Ueber die Blutgefässe der Herzklappen des Menschen. Sitzungsberichte der kais. Acad. der Wissensch. Math.-Nat. Classe. Wien 1880. Bd. LXXXII. H. 3. Abth. 3. S. 208.

3) Quain, Elements of Anatomie. Vol. II. p. 498.

4) Dr. Carl Toldt, Lehrbuch der Gewebelehre. Stuttgart 1884. p. 329.

Digitized by Google

Franck[1]), dass die Atrioventricularklappen der Hausthiere arm an Gefässen und Nerven seien, und macht keine Bemerkung über die Gefässe der Semilunarklappen; bei F. Müller[2]) finden sich gar keine Angaben. Langer gibt die ausführlichsten Nachrichten auch hier; er fand beim Schwein, Pferd, Rind, Schaf und Hund beide Arten der Herzklappen gefässhaltig, während das Kaninchen das für den Menschen beschriebene Verhalten zeigte.

Die Untersuchungen, welche ich angestellt habe, wurden an Herzen von fünf- bis achtmonatlichen menschlichen Foeten und von neugeborenen Kindern von wenigen Monaten bis zu einem Jahre gemacht, und zwar auf den Rath des Prof. Waldeyer, weil bei dem geringen Umfang des Herzens die Injectionen vollständiger und vollkommener erzielt werden konnten. Von den untersuchten Hunden waren einige klein, einige gross und von verschiedenen Rassen. Als Injectionsmassen benutzte ich Leim mit Berlinerblau. Einige Male habe ich auch mit Asphalt-Terpentinlösung injicirt, aber die mit dieser Masse erzielten Resultate waren nicht so gut wie die mit der Leimmasse. Die Injection wurde entweder durch beide Coronararterien, oder nur durch eine, vorzugsweise die linke, gemacht, während die anderen vom Herzen ausgehenden Gefässe theils unterbunden, theils offen gelassen wurden.

Die Injectionsflüssigkeit und das zu injicirende Herz wurden auf höhere Temperatur, meist 40—50° C., gebracht. Auf diese Weise erhielt ich fast durchweg sehr gute und vollständige Injectionen; das Herz nahm eine intensiv blaue Farbe an; mikroskopische Schnitte der Herzwände zeigten, dass alle Capillargefässe vollkommen gefüllt waren, und dieses diente mir als Beweis für die Güte und Vollständigkeit der Injection.

Bei allen Untersuchungen waren die Resultate immer vollständig gleich und brauche ich deswegen auf die einzelnen Fälle nicht einzugehen, wie dieser Umstand mich andererseits berechtigt, allgemeine Schlüsse zu ziehen.

In den Semilunarklappen des Menschen, sowohl der Pulmo-

---

1) Dr. Ludwig Franck, Handbuch der Anatomie der Hausthiere. Stuttgart 1883. 2. Auflage.

2) Franz Müller, Lehrbuch der Anatomie der Haus-Säugethiere. Wien 1885. 3. Auflage.

Digitized by Google

nararterien als auch der Aorta, habe ich niemals Blutgefässe gefunden. Die Capillargefässe, welche von der Wand des Herzens, das heisst von den Muskularfasern kommen, endigen an dem oberen angewachsenen (proximalen) Rande der Klappen und bilden dort ein sehr deutliches, dichtes und klar gezeichnetes Netz. Die Breite der Capillaren ist verschieden, einige sind sehr klein, andere ziemlich gross und sie haben einen unregelmässigen Verlauf; sie gehören niemals zum Gewebe der Klappe selbst, sondern endigen mit der unmittelbar angrenzenden Musculatur. Vgl. Fig. I. Bei Hunden und Katzen fand ich die Semilunarklappen ebenfalls von Blutgefässen frei, und zeigen sich die Verhältnisse ebenso wie beim Menschen.

In den Atrioventricularklappen des Menschen verhält sich die Sache anders. Hier findet man immer Blutgefässe, welche, während sie den oberen Rand der Klappe verlassen, sich als ein dichtes Netz auf der Klappe selbst ausbreiten. Es sind einige grössere Hauptäste, drei, vier oder mehr, welche, indem sie sich wiederholt theilen, kleinere Gefässe bilden, die sich unter einander in ein Netz verweben. Diese Aeste erstrecken sich bis zu den Anheftungsstellen der Chordae tendineae, einige in Form von ansae, andere wie kleine freie Aestchen. Natürlich ist die Grösse der Gefässe und die Dichtheit des Netzes in dem oberen Theil der Klappe grösser als in dem unteren. Dieses zeigt die Fig. 2. Von den Papillarmuskeln gehen auch zahlreiche Gefässe aus, welche sich ein wenig in das Sehnengewebe der Chordae tendineae hinein verbreiten; aber ich habe niemals den völligen Durchgang dieser Gefässchen durch die ganze Länge der Chordae tendineae und Anastomosen derselben mit den eben geschilderten capillaren Netzen der Klappen gesehen, wie Luschka, Henle und Krause es sagen (Fig. 2). Die Atrioventricularklappen des Herzens von Hunden und Katzen zeigen immer eine gleiche Anordnung der Blutgefässe wie eben vom Menschen beschrieben.

Deswegen kann man die Vascularisation der Herzklappen nicht leugnen, wie es in letzterer Zeit geschehen ist, doch ist sie keineswegs so vollständig und reich und in allen Klappen vorhanden wie Luschka und die, welche seiner Meinung beistimmen, es angegeben haben.

Aus dem Gesagten ziehe ich folgende die Resultate Langer's (für den Menschen) bestätigende Schlüsse:

Digitized by Google

1) **dass die Semilunarklapen des Menschen und einiger Hausthiere völlig frei von Blutgefässen sind;**

2) **dass die Atrioventricularklappen bei allen genannten Geschöpfen mit Blutgefässen versehen sind.**

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVII.

Fig. 1. Leitz, Ocul. 0. Obj. I. Semilunarklappen der Aorta von einem sechs Wochen alten Kinde.

Fig. 2. Leitz, Ocul. 0. Obj. I. Zipfel der Triumpidalis eines zweimonatlichen Kindes.

Neue Untersuchungen über den pupillenerweiternden Muskel der Säugethiere und Vögel.

Von

Joh. Dogiel, Professor an der Universität zu Kasan.

Hierzu Tafel XVIII.

Die verschiedenen im Druck erschienenen Meinungen über den pupillenerweiternden Muskel veranlassten mich meine früheren Untersuchungen über diesen Gegenstand[1]) nochmals aufzunehmen. Auf die Literatur der Frage hier näher einzugehen halte ich für überflüssig, da dieselbe von vielen Untersuchern, so auch von Zeglinski[2]), welcher in meinem Laboratorium gearbeitet hat, genügend besprochen ist. Die vorliegende Abhandlung bringt nur

1) Joh. Dogiel, Ueber den Musculus Dilatator Pupillae bei Säugethieren, Menschen und Vögeln. Dieses Archiv. Bd VI. 1870.

2) Dr. N. Zeglinski, Experimentelle Untersuchungen über die Irisbewegung. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. 1885. Physiol. Abthlg.

Digitized by Google

Mittheilungen der Resultate, welche ich bei meinen erneuerten Untersuchungen über die Existenz eines pupillenerweiternden Muskels bei Kaninchen, Katzen, Tauben, Hühnern und Dohlen erhalten habe. Ausserdem ist von mir die Iris von verschiedenen anderen Thieren, sowie auch des Menschen, untersucht worden. Die Untersuchungsmethode war folgende: Enucleirte Säugethier- oder Vogelaugen zerschnitt ich in zwei Theile: einen vorderen und einen hinteren. Den vorderen Theil, welcher die Iris enthielt, legte ich auf einige Tage in 30 % Aethylalkohol, oder in eine $^1/_2$ % Essigsäurelösung, oder in ein Gemenge von zwei Theilen 30 % Aethylalkohol und einen Theil $^1/_2$ % Essigsäurelösung, hierauf isolirte ich die Iris, entfernte nach Möglichkeit mit einem Pinsel das Pigment von ihrer hinteren Fläche und unterwarf sie nun einer weiteren Bearbeitung, d. h. färbte sie, zerzupfte sie etc. Die Iris lässt sich verhältnissmässig leicht in zwei Platten, eine vordere und eine hintere, zerlegen, und das besonders bei einigen Vögeln, bei welchen der Sphincter und der Dilatator pupillae sehr stark entwickelt sind. Zur Färbung der Präparate dienten Lösungen von Carmin (durch Essigsäure angesäuert), von Chlorpalladium oder Hämatoxylin. Versucht man die einige Zeit mit 30 % Aethylalkohol oder einer sehr schwachen Chromsäurelösung (die wässerige Lösung war kaum merklich gelb) behandelte Iris eines Kaninchens mittels eines Pinsels vom Pigment zu befreien und betrachtet sie hiernach bei geringer Vergrösserung (Hartnack, Syst. 2, Okul. 3), so überzeugt man sich, dass das Pigment sehr schwer völlig zu entfernen ist; gleiches gilt für die Iris der Vögel.

Von nicht geringem Interesse ist hierbei die Erscheinung, dass die Pigmentreste an der hinteren Irisfläche circulär und radiär angeordnet sind (siehe Fig. 1). Solche Anordnung der Pigmentreste weist meiner Meinung nach theilweise auf die Vertheilung der Muskelbündel sphincteris et dilatatoris pupillae hin, da man bei weiterer Untersuchung unter den von den Pigmentresten gebildeten Streifen wirklich auf Muskelelemente stösst. Hiermit will ich durchaus nicht behauptet haben, dass die Muskelelemente Pigment enthalten, oder unmittelbar unter der Pigmentschicht liegen. Warum das Pigment in der Richtung der Muskelbündel gelagert sei, ist schwer zu erklären. Vielleicht liegt die Bedingung einer solchen Anordnung des Pigments in den periodischen Contractionen der radiären und circulären Muskelfasern der lebenden Iris. Wichtig

Digitized by Google

ist dieser Umstand für uns in der Hinsicht, dass eine solche Anordnung des Pigments unter Anderem uns helfen kann auf die Anwesenheit des Sphincters und des Dilatators der Pupille zu schliessen.

In der That ergiebt sich aus dem Vergleich der Fig. 1 mit der Fig. 2 eine grosse Aehnlichkeit in der Vertheilung des Pigments in Fig. 1 mit der Anordnung der glatten Muskelfasern des Sphincters und des Dilatators der Kanincheniris in Fig. 2. Die radiären Pigmentstreifen reichen vom Pupillar- bis zum Ciliarrand, weshalb wir voraussetzen, dass auch die Muskelfasern des Dilatators gleiche Ausdehnung besitzen. Koganeï[1]) und einige andere Anatomen geben zu, dass ein Dilatator pupillae beim Kaninchen existirt, finden ihn jedoch für zu schwach entwickelt, um die Pupille ad maximum erweitern zu können, was ich aber nicht für richtig halte. Wie erwähnt, gehen die Muskelbündel des Dilatators, ähnlich den Pigmentstreifen, vom Pupillar- bis zum Ciliarrand. Färbt man nach Entfernung des Pigments und der Membrana Bruchii die Kanincheniris mit Hämatoxylin, spült sie mit Alaunlösung und schliesst in Glycerin ein, so ist es nicht besonders schwer den Verlauf der Muskelbündel des Dilatators zu verfolgen. Solche Präparate bringen Fig. 2 und 3. Gleiche Bilder erhält man nach der Bearbeitung der Kanincheniris mit Chlorpalladiumlösung, nebst hierauf folgender längerer Einwirkung von 30 % Aethylalkohol und Zerzupfung derselben in zwei Platten. Die Anwesenheit glatter Muskelfasern des Sphincters und des Dilatators erkennt man an ihren stäbchenförmigen Kernen. Letztere liegen radiär und circulär dem Verlauf der Sphincter- und Dilatatorfasern entsprechend. Bei Kaninchen und Katzen sind Muskelemente aus dem Sphincter unschwer zu isoliren, viel schwerer gelingt die Isolation der Muskelzellen aus dem Dilatator. Bei Kaninchen, Katzen und Kälbern sieht man am Ciliarrande des Sphincters die Kerne der glatten Muskelfasern des Dilatators bogenförmig angeordnet (Fig. 2, 3 und 4).

Auf den ersten Blick erscheint es, als entständen die Arkaden des Dilatators der Säugethieriris durch die unmittelbare Abzweigung der Muskelelemente des Sphincters. Unter solchen Verhältnissen

1) Dr. J. Koganeï, Untersuchungen über den Bau der Iris des Menschen und der Wirbelthiere. Archiv f. mikrosk. Anatomie. 1885. Bd. XXV. Heft 1.

Digitized by Google

wäre es jedoch unverständlich, wie die abgezweigten Muskelfasern des Sphincters als dilatator pupillae functioniren können. De facto liegen die Verhältnisse ganz anders: die Muskelbündel des Dilatators und des Sphincters befinden sich in verschiedenen Ebenen. Bei Kaninchen bilden die Muskelbündel des Dilatators an der Stelle, wo der Sphincter aufhört, wirklich Bogen, befinden sich jedoch in keiner directen Verbindung mit dem Sphincter. Der Dilatator, mit seinen einzelnen Bündeln in verschiedener Höhe am Pupillarrande der Iris anfangend, liegt hinter dem Sphincter, wie es aus Fig. 4 ersichtlich wird. Folglich gehören die radiären am Ciliarrande des Sphincters befindlichen Muskelbündel nicht zum Sphincter, wie Grünhagen[1]) es will, sondern zu einem selbstständigen Muskel, dem Dilatator pupillae. Interessant ist es, dass der Dilatator in der Vogeliris gleichen Anfang hat. Bei geringer Vergrösserung sieht man am Pupillarrande der Vogeliris den Dilatator ebenfalls Bogen bilden, welche an die Dilatator-Arkaden Kölliker's[2]) bei den Säugethieren erinnern. Auch diese Schlingen scheinen, bei geringer Vergrösserung betrachtet, ihren Anfang vom Sphincter zu nehmen; sorgfältigere Untersuchung jedoch, bei stärkerer Vergrösserung (Hartnack, Syst. 7, Okul. 3) ergiebt, dass der Dilatator seinen Anfang nicht vom Sphincter nimmt und mit letzterem nicht in einer Ebene liegt, vielmehr näher der hinteren Fläche der Iris gelagert ist und am Pupillarrande derselben, in verschiedener Höhe mit einzelnen Muskelbündeln, deren Ursprünge aus feinen pinselförmig angeordneten Fäserchen bestehen (Fig. 5), anfängt. Obwohl die Muskelbündel des Dilatators, weder bei Vögeln noch bei Säugethieren (Kaninchen), eine geschlossene Schicht bilden, so liegen sie jedoch so nahe aneinander, dass ihre Contraction gleichmässige Erweiterung der Pupille zur Folge haben muss.

Bei den Vögeln wie bei den Säugethieren reicht der Dilatator vom Pupillar- bis zum Ciliarrande der Iris, obgleich er bei verschiedenen Thieren verschieden stark entwickelt ist. Koganeï[3]) fand den dilatator pupillae besonders stark entwickelt bei der Fischotter (lutra vulgaris) während derselbe beim Kaninchen nach seiner

---

1) Virchow's Archiv. 1868. Bd. XXXI. p. 403. Archiv f. mikrosk. Anatomie. 1873.

2) Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 1867.

3) l. c.

Digitized by Google

Meinung sehr schwach ist. Nach meinen Beobachtungen ist der dilatator pupillae bei den Vögeln nicht immer gleich stark. In der Iris von Enten, Dohlen und Hühnern erstreckt er sich mit seinen einander sehr nahe gelegenen Muskelbündeln über die ganze hintere Fläche, so dass die Iris hierdurch sehr leicht in 2 Platten zerlegbar wird: eine vordere und eine hintere, von welchen die erstere den Sphincter, die letztere den Dilatator enthält, wie Fig. 6 es theilweise demonstrirt. Bei den Tauben und noch mehr bei der Eule ist dieser Muskel schwach entwickelt. Wie ersichtlich, sucht Koganeï[1]) ein bestimmtes Verhältniss zwischen der Entwickelung des Dilatators und der Blutgefässe der Iris nachzuweisen. Es ist jedoch nicht besonders leicht, über den grösseren oder geringeren Reichthum an Gefässen der Iris bei den verschiedenen Thieren ein Urtheil zu fällen, jedenfalls erlauben die von diesem Autor beigebrachten Daten keine solche Schlussfolgerung. So giebt Koganeï an, dass bei der Fischotter der Dilatator stark entwickelt, die Gefässe aber schwach vertreten seien, was zu Gunsten seiner Ansicht spricht. Jedoch fand derselbe Autor beim Schwein (sus domesticus), Ochsen (bos taurus), Pferde (equus caballus) keinen Dilatator, während die Gefässe ebenfalls schwach entwickelt seien, weiter besitzen die Vögel einen stark entwickelten Dilatator, aber auch ebenfalls stark entwickelte Gefässe in der Iris. Gleichfalls ist kein bestimmtes Verhältniss der Entwickelung des Dilatators zum Bindegewebe und auch zu der hinteren Begrenzungshaut von Koganeï in der Iris bei den verschiedenen Thieren nachweisbar. Diejenigen Untersucher, welche gegen einen Dilatator der Säugethier- und sogar der Vogeliris sich ausgesprochen haben, versuchen die Erweiterung der Pupille durch Gefässcontractionen zu erklären, sind aber nicht im Stande, auch nur einen positiven Beweis hierfür beizubringen. Erklärt man die Erweiterung und Verengerung der Pupille für Functionen der Blutgefässe, so wird die Anwesenheit des Sphincter pupillae in der Iris unverständlich, während dieser Muskel doch von allen Forschern als vorhanden angenommen ist. Noch weniger verständlich wäre ferner die Anwesenheit zweier Muskeln, des Sphincters und des Dilatators in der Vogeliris, während doch die meisten Forscher sich für die Anwesenheit beider Muskeln in der Vogel-

---

1) l. c.

Digitized by Google

iris ausgesprochen haben. Es ist zwar richtig, dass beim Kaninchen und anderen Säugethieren die Reizung des Halssympathicus von Pupillenerweiterung und Gefässcontractionen des Ohres und der Netzhaut begleitet ist, und andererseits Durchschneidung des Halssympathicus bei genannten Thieren Erweiterung der Gefässe und Verengerung der Pupille herbeiführt. Diese Versuche scheinen dafür zu sprechen, dass die Gefässcontractionen in enger Beziehung zur Erweiterung der Pupille stehen und die Erweiterung der Gefässe mit der Verengerung der Pupille zusammenfällt, kurz, dass die Pupillenweite von der Lumenveränderung der Blutgefässe, welche unter dem Einfluss des Sympathicus stehen, abhängt. Dr. Zeglinski[1]) hat jedoch nachgewiesen, dass der Sympathicus bei Vögeln für die Pupillen irrelevant ist, weil hier auf die Pupillenweite nur durch den N. ophthalmicus n. trigemini eingewirkt werden kann. Meine Betrachtungen auf diesem Gebiet liessen mich vermuthen, dass Aehnliches auch bei den Säugethieren und dem Menschen vorhanden sein müsse, weshalb ich Dr. Jegorow[2]) diese Frage zur Bearbeitung vorschlug. Dieser energische, junge Forscher überwand die nicht geringen Schwierigkeiten bei der Ausführung solcher Versuche und kam in Bezug auf den Mechanismus der Irisbewegung bei den Säugethieren zu folgenden Resultaten:

1) Alle pupillenerweiternde Nerven treten ohne Vermittelung des Ganglion ciliare nahe dem Eintritt des N. opticus in den Bulbus.

2) Nach der Durchschneidung aller langen Ciliarnerven wird die Pupille eng, behält dabei aber ihre regelmässige Form. Die hierauf folgende Durchschneidung des Halssympathicus führt keine stärkere Pupillenverengerung herbei; auch giebt die Reizung des peripheren Sympathicusstumpfes oder centralen Stumpfes eines sensiblen Nerven (N. ischiadici) keine Eweiterung der Pupille mehr.

3) Die pupillenerweiternden Nervenfasern bei den Säugethieren (Hund und Katze) verlassen das Ganglion Gasseri mit dem ersten Trigeminusast und gelangen mit den langen Ciliarnerven zur Iris. Wenn man alle langen Ciliarnerven durchschneidet und den peripheren Sympathicusstumpf reizt, bleibt die Pupille unbe-

---

1) l. c.

2) Dr. J. Jegorow, Ueber den Einfluss der langen Ciliarnerven auf die Erweiterung der Pupille. Archiv f. Anat u. Physiol. Physiol. Abthlg. 1886.

Digitized by Google

weglich, während die Gefässe der Retina und der Ohrmuschel sich zusammenziehen und zwar in dem Grade, dass kleinere Arterien fast verschwinden. Geben aber schon so entfernte Gefässgebiete gleichzeitige und gleichsinnige Veränderungen bei der Reizung genannter Nerven, wie der Retina und der Ohrmuschel, so wird es unwahrscheinlich, dass die Gefässe der Iris und der Chorioidea hiervon eine Ausnahme machen, um so mehr, als sie aus einer und derselben Arterie (Art. maxillaris interna) ihre Gefässe beziehen."

Haben also die Lumenveränderungen der Gefässe und die Erweiterung der Pupille keine gleiche Ursache, so liegt kein Grund vor, die Erweiterung der Pupille durch Lumenveränderung der Gefässe der Iris zu erklären. Anatomische Untersuchungen ergeben, dass hierfür besondere Nerven und ein besonderer Muskel — dilatator pupillae — sowohl bei den Vögeln wie bei den Säugethieren existiren, wenn man auch zugeben muss, dass dieser Muskel bei verschiedenen Thieren verschieden stark entwickelt ist.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVIII.

Fig. 1. Pigmentvertheilung der Kaninchenjris, a) radiäre, b) circuläre. Hartn.-Syst. 2 und Camera lucida.

Fig. 2. a) die bogenförmigen Muskelbündel des Dilatators und b) die Muskelbündel des Sphincters der Kaninchenjris. Hartn.-Syst. 4 und Camera lucida. c, c) Blutgefässe.

Fig. 3. a) Sphincter- und b) Dilatatorfasern der Kaninchenjris. Hartn.-Syst. 7 und Camera lucida.

Fig. 4. Sphincter und Dilatator der Kaninchenjris liegen in verschiedener Ebene. 1) Pupillarrand des Sphincters. 2) Ciliarrand des Sphincters. a) Sphincter, b) Dilatator. Hartn.-Syst. 7 und Camera lucida.

Fig. 5. Sphincter und Dilatator der Taubenjris. e) Pupillarrand und c) Ciliarrand der Iris. a) Sphincter, b) radiäre Muskelbündel des Dilatators, d) Blutgefäss. Hartn.-Syst. 2 und Camera lucida.

Fig. 6. a) Zusammenhängende Muskelschicht des Dilatators und b) ebensolche Schicht des Sphincters der Dohlenjris (etwas verschoben), c) Blutgefäss, d) Ciliarrand der Iris. Hartn.-Syst. 7 und Okul. 3.

Fig. 7. 1) Pupillarrand und 2) Ciliarrand des Sphincters der Taubenjris. a) Muskelbündel des Sphincters, b) Anfang und Verlauf der Muskelbündel des Dilatators. Hartn.-Syst. 7 und Camera lucida.

Digitized by Google

Ueber circumvasale Safträume der Glaskörpergefässe von Rana esculenta.

Von

W. Zimmermann, cand. med.

(Aus dem anatomischen Institut zu Berlin.)

Hierzu Tafel XIX.

Es ist eine schon von Vielen gemachte Erfahrung, dass man, das Eine suchend, das andere ganz Unerwartete und Ueberraschende findet. So ging es auch mir, als ich zu einem bestimmten Zweck die Blutgefässe eines Frosches mit Karmingelatine injicirte. Nach fertiger Injection sah ich an der Glaskörperhaut nach, ob sie gelungen sei und fand zunächst bei schwacher Vergrösserung, dass die Injectionsmasse zu meinen Zwecken viel zu matt gefärbt sei, und es obendrein, wie ich anfangs glaubte, noch Niederschläge des Karmins gegeben hatte. Ich wollte schon das Präparat beseitigen, entschloss mich jedoch noch, mit Böhmer'schem Hämatoxylin nachzufärben, um die Zellformen der Hyaloidea zu studiren. Als ich nun mit stärkerer Vergrösserung nachsah, fand ich zu meiner Verwunderung, dass die vermeintlichen Niederschläge überall an allen Capillaren und stets an der dem Glaskörper zugekehrten Seite, nicht innerhalb des Rohrs, sondern aussen, dicht auf der Wandung lagernd, sich vorfanden, und typische, stets wiederkehrende Figuren bildeten. Sofort entsann ich mich, vor ungefähr dreiviertel Jahren nach einer Silberinjection an den Glaskörpergefässen eigenthümliche, scharf markirte Figuren gefunden zu haben, die mir damals zwar auffielen, aber einen wissenschaftlichen Argwohn bei mir nicht weiter erregten. Diese Figuren, welche auffallend an Abbildungen von Rouget, Arch. de physiologie norm. et pathol. T. V, pl. 25, Fig. 8, 9, erinnern, schienen mir jetzt mit den bei der Karmingelatineinjection erhaltenen grosse Aehnlichkeit zu haben. Eine Vergleichung beider Präparate bestätigte denn auch meine Ver-

Digitized by Google

muthung und machte mir die engsten Beziehungen zwischen den Figuren in beiden zur Gewissheit.

Zur Silberinjection hatte ich damals eine $^1/_2$%ige Argentum nitricum-Lösung benutzt. An dem vollständig chloroformirten Frosch legte ich das Herz frei und führte nach Abschneidung der äussersten Spitze die Canüle in den Ventrikel ein. Nun injicirte ich vorsichtig mit geringem Druck, aber mit häufigen Pausen, bis vollständige Muskelstarre eintrat und hörte dann bald auf. Die Hyaloidea etc. legte ich erst eine halbe Stunde nach Beendigung der Injection frei, so dass das Silber kräftig einzuwirken Gelegenheit hatte, ein Umstand, dem ich wohl lediglich die günstigen Resultate zu verdanken hatte. Inwiefern dabei die in das Auge eingefallenen Lichtstrahlen mitgewirkt hatten, lässt sich nicht gut beurtheilen. So erhielt ich, nebenbei bemerkt, z. B. prachtvolle Lungenpräparate in Folge zugleich eingetretener negativer und positiver Silberfärbung, indem die Endothelzellenplatten hellviolett, die Kittsubstanz fast schwarz, die Kerne schwach gelblich erschienen, während die Kerne des Plattenepithels der Alveolen rostgelbe Färbung angenommen hatten, was ein prächtiges Gesammtbild gewährte.

Ganz eigenthümliche Verhältnisse boten sich aber, wie schon erwähnt, an den Gefässen der Glaskörperhaut dar.

Ich muss von vornherein die eigentlichen Capillaren und die stärkeren Gefässe von einander trennen, da sie sich verschieden verhielten und nur in der Färbung der einzelnen Bestandtheile mit einander übereinstimmten. Die Capillaren zeigten Folgendes:

Mitten auf der dem Glaskörper zugekehrten Seite der Gefässwand, und nur auf ihr, blieben einzelne, scharf begrenzte Partieen von noch näher zu beschreibender Form viel heller in der Farbe als die übrigen (siehe Figur 1). Die so gebildeten blassvioletten Flächenfiguren auf dunkelblau-violettem Grund hatten einen der Gefässaxe gleichgerichteten, langgestreckten Stamm und senkrecht zu dessen Hauptrichtung zahlreiche Querfortsätze, welche sich fast regelmässig wieder in zwei feinere ihnen gleichgerichtete Secundärfortsätze spalteten. Von diesen endigten nur wenige, meist fein zugespitzt, noch auf der Glaskörperseite, während die Mehrzahl sich an den seitlichen Gefässwänden verloren, aber nicht auf die dem Glaskörper abgekehrte Seite übergingen, so dass die grösste Breite der Gesammtfigur den halben Umfang des Gefässes nicht viel überschritt. Stellte man eine Seitenwand eines Gefässes

Digitized by Google

scharf ein, so konnte man deutlich sehen, dass alle dort liegenden Fortsätze flache Rinnen bildeten und die übrige dunklere Gefässwand, wenn auch nur sehr mässig, darüber hervorragte. In manchen Figuren zeigten sich zuweilen kleine, dunkle, mehr weniger scharf begrenzte Stellen. Die einzelnen Figuren hingen untereinander gewöhnlich durch feine Brücken zusammen, doch konnte ich dieses nicht als die Regel erkennen. Ganz andere Verhältnisse zeigen die Figuren der stärkeren Gefässe. Während bei den Capillaren die Figuren durchweg ohne Ausnahme nur auf der dem Glaskörper zugekehrten Seite der Gefässwand anzutreffen waren, umgriffen sie hier das ganze Gefäss gleichmässig; während ferner dort die einzelnen Figuren mehr in der Längsrichtung entwickelt waren, zeigte sich hier die Ausdehnung in die Quere vorherrschend, so dass die gesammten Figuren mehr aus mit einander anastomosirenden, das ganze Gefäss umfassenden, schmalen Querbändern bestanden, die aber ebenfalls scharf markirt und da, wo der Blick sie tangential streifte, also am Rande des Gefässbildes, vertieft erschienen. Zwischen der dem Glaskörper zugekehrten und der von ihm abgewendeten Seite konnte ich, wie gesagt, in keiner Beziehung Unterschiede bemerken.

Was die Endothelien betrifft, so zeigten sich die Kerne am hellsten, und zwar schmutzig blassgelb gefärbt, gewöhnlich von elliptischer Form, bald quer, bald längs gestellt und stets nach dem Gefässinnern etwas eingesunken. Es ist behauptet worden, die Gefässe des Glaskörpers hätten keine Endothelkittsubstanz mehr, und die einzelnen Zellen seien vollständig zu einem homogenen, kernhaltigen Rohr verschmolzen. Dem muss ich entgegentreten: alle Glaskörpergefässe in meinem Präparate, auf die das Silber gleichmässig stark eingewirkt hatte, zeigten die bekannten Endothellinien, die Capillaren allerdings weniger bestimmt, mit einzelnen Unterbrechungen, während die in den stärkeren Gefässen den Linien in Gefässen irgend eines andern Organs kaum etwas nachgaben.

Was nun die Beziehungen der fraglichen Figuren zu den Endothelzellen anbelangt, so waren beide vollständig unabhängig von einander; die Endothellinien liefen bald durch den Stamm, bald durch die Querfortsätze, dem entsprechend war auch das Verhalten der Kerne; überall aber, wo sie lagen, unterbrachen sie die betreffende Figur, sei es in den Querfortsätzen oder im

Digitized by Google

Stamm, so dass es aussah, als ob aus der Gefässwand sammt Figur mit einem Locheisen Löcher herausgeschlagen und die Kerne eingesetzt wären.

Auch der mehr zufälligen Momente möchte ich der Vollständigkeit halber noch Erwähnung thun. Leider hatte das Silbernitrat auf die Venen und die denselben benachbarten Capillaren nicht genügend und zum Theil gar nicht eingewirkt, da es wohl nur spärlich dorthin gelangt war. In Folge dessen waren diese Theile zwar schwach bräunlich gefärbt, zeigten aber nicht die geringsten Einzelheiten. Auch in anderen Beziehungen unterschieden sie sich von den gut gerathenen Theilen; sie waren collabirt, durchweg längs und zum Theil quer gefaltet, so dass sie oft dünne faltige Stränge bildeten, denen man ihre eigentliche Bedeutung nicht so ohne weiteres ansehen konnte. Die gut ausgefallenen Partien dagegen hatten ihren Charakter als Rohr vollständig erhalten; nur die stärkeren Gefässe waren wohl durch den Druck des Deckglases etwas zusammengepresst. Ferner war hier die Substanz der Gefässwandungen sehr spröde und brüchig geworden, so dass in Folge der Manipulation beim Einbetten zahlreiche Continuitätstrennungen durch Querrisse und einzelne Quer- und Längssprünge eingetreten waren. Ja, ein Theil der Ringarterie war durch Quer- und Längsrisse vollständig zertrümmert. Der Verlauf dieser Risse und Sprünge war ein ganz willkürlicher, ging z. B. quer durch die Kerne. Nur an einzelnen, wenigen Stellen verlief ein Sprung wohl nur zufällig auf gewöhnlich kurze Strecken in der Bahn einer Endothellinie, um diese jedoch bald wieder zu verlassen. An manchen Stellen konnte man auch versucht sein, Sprünge, bei denen die Ränder der getrennten Theile ganz wenig übereinander geschoben erschienen, für Endothellinien, und umgekehrt Endothellinien für Sprünge zu halten; doch konnte durch genauere Vergleichung mit entsprechenden zweifellosen Verhältnissen der eigentliche Sachverhalt mehr oder weniger leicht festgestellt werden.

Ich gehe nun zu dem durch die Karmingelatineinjection erhaltenen Präparate über, welches zu dem Silberpräparat ein gleichwerthiges Gegenstück ist und dasselbe für die Erklärung der Erscheinungen ergänzt. Bei dieser Injection bin ich etwas anders verfahren. Ich injicirte von der Bauchaorta aus, da ich das Herz aus bestimmten Gründen nicht verletzen wollte und ihm die In-

Digitized by Google

jection eigentlich galt. Zu der gewöhnlichen Karmingelatine hatte ich, da sie bei der Erwärmung auf 40° nicht flüssig genug wurde, das $1^1/_2$fache Wasser und $^1/_5$ Glycerin zugesetzt. Ich injicirte, nachdem der Frosch, den ich in Wasser von 40° gelegt, genügend durchgewärmt war, vorsichtig, um das Herz in seiner Arbeit nicht zu sehr zu stören, welches mich denn auch bei der Injection nach Kräften unterstützte. Ich trieb die Injection so weit, bis das Herz dauernd ad maximum ausgedehnt blieb, und die unter den Armen im Bogen herumkommenden beiden starken Venen sich gefüllt zeigten. Dann legte ich den Frosch nach Unterbindung der Aorta in kaltes Wasser, um die Injectionsmasse zum Festwerden zu bringen, und schliesslich in 30procentigen Alkohol über Nacht, worauf ich die Hyaloidea untersuchte.

In der Einleitung habe ich bereits von eigenthümlichen Figuren gesprochen, die ich vorfand. Sie waren dunkel bis hellroth gefärbt, zeigten feinere und gröbere Körnchen und bestanden, wie die entsprechenden Silberfiguren der eigentlichen Capillaren, aus einem länglichen Stamm und senkrecht zu dessen Richtung abgehenden Querfortsätzen, die gewöhnlich abgerundet waren. An einigen Stellen kamen auch noch mehr oder weniger deutliche Secundärfortsätze hinzu; jedoch waren die einzelnen Figuren nicht mit einander verbunden. Lag die Figur an der Theilungsstelle eines Gefässes, so theilte sie sich ebenfalls, und jeder der so entstandenen drei Strahlen verhielt sich wie eine einzelne Figur. Bei dem Silberpräparat lagen die Verhältnisse ebenso (siehe Fig. 1 und 3). Wie bereits erwähnt, fanden sich die Figuren regelmässig auf allen Capillaren der Hyaloidea, ausnahmslos auf der dem Glaskörper zugekehrten Seite, und zwar aussen dem Gefässrohr aufgelagert, welches übrigens ganz fein und zart rothgekörnt erschien, während der Gefässinhalt solche Körnung in nur geringem Grade zeigte und deshalb fast vollständig farblos war. Von dem so gebildeten blassrosafarbenen Grund und den blauen Endothelkernen stachen die Figuren durch ihre dunklere oder hellere Röthe scharf ab. Einzelne Figuren zeigten ein eigenthümliches Verhalten, indem sie nicht aus einer Vollfigur, sondern nur aus deren mehr oder weniger scharfen röthlichen Umrissen bestanden, so dass die mittleren Partien vollständig frei blieben. Bei einigen Figuren war dies in schwächerem oder stärkerem Grade nur theilweise der Fall, so dass manchmal nur farblose Vacuolen von

Digitized by Google

kreisrunder oder mehr länglicher Gestalt in der rothen Masse zu sein schienen. Die übrigen Theile waren dann gleichmässig roth gekörnt. Alle so beschaffenen Figuren waren jedoch von allen die hellsten in der Farbe. Wie bei dem Silberpräparat verhielten sich auch hier die Figuren der grösseren Gefässe; doch waren nur an ganz vereinzelten Stellen solche aufgetreten und dann noch wenig vollständig, weshalb ich auch keine Abbildung davon gebe.

Was die Beziehung der Figuren zu den Endothelkernen anbelangt, so herrschte auch hier keine direkte Abhängigkeit; bald lag ein Kern ganz ausserhalb, bald nur unter einem Querfortsatz, bald scheinbar in dem Stamm der Figur drin. Im letzten Falle jedoch hatte dieselbe gewöhnlich einen scharfen Ausschnitt gerade über dem Kern, so dass dieser günstigen Falls noch von einem minimalen, nicht bedeckten Hof umgeben war. Dies fand gewöhnlich nur bei hellen Figuren statt, während ganz dunkle nur einen Spalt zeigten oder gar den Kern vollständig überdeckten.

Zuweilen fanden sich rundliche, meist sogar ganz kreisrunde Lücken in einer Figur, die, falls ein Kern gerade an derselben Stelle lag, auch diesen beeinflussten, indem demselben dann ein der Lücke entsprechendes Stück fehlte, so dass es aussah, als ob aus Figur sammt Kern ein Stück herausgeschlagen wäre. Dasselbe kam auch öfters ausserhalb einer Figur vor, indem eine scharfbegrenzte runde Stelle der Gefässwandung der feinen rothen Punktirung vollständig entbehrte, und die Kerne bei entsprechender Lage die erwähnten Ausschnitte zeigten.

Ausser den beschriebenen Figuren waren aber noch andere vorhanden, die im Silberpräparat keine Analoga fanden. Sie befanden sich auf zwei gegenüberliegenden Seiten einer Capillare, genau in der Ebene der Hyaloidea, der Aussenseite der Gefässwand dicht aufliegend. Von einer typischen Gestalt der stets dunkelrothen Gebilde konnte man eigentlich nicht reden; sie bildeten eben zusammen auf jeder Seite der Capillaren eine vielfach unterbrochene, oft nur punktirte dickere oder dünnere Linie. Doch konnte ich an einzelnen Stellen, die besonders stark und dunkel waren, Andeutungen von Zacken finden, die dann zuweilen mit je einer Zacke der Hauptfigur anastomosirten. An manchen Stellen ging aus einer dunklen breiten Basis ein dornartiger, in der Ebene der Hyaloidea liegender Fortsatz aus, der entweder spitz endigte oder sich mit einer entsprechenden rothen Masse einer Nachbarcapillare verband (siehe Fig. 3).

Digitized by Google

Fast regelmässig fand sich in der verbreiterten Basis ein vom Gefäss, wenn auch nur theilweise abgehobener Endothelkern, und von diesem ausgehend, eine hellere Linie, die mitten im Dorn bis an dessen Ende, resp. nach der Nachbarcapillare, sich erstreckte (siehe Fig. 3 und 4). Einmal fand ich einen solchen Fortsatz, der zwar in seiner Basis keinen Kern hatte, aber nach einem von der Capillare um $1^1/_8$ ihres Durchmessers entfernten, ächten, zwei Kernkörperchen enthaltenden Endothelkern hinging und dessen eines Ende mit feinen Fortsätzen gabelförmig so umschloss, dass er noch einen schmalen, überall ziemlich gleich breiten, farblosen Hof um den Kern frei liess. Von diesem Hof aus ging ein ebenfalls farbloser Streifen mitten durch den rothen Fortsatz nach dem Gefäss zu, verlor sich aber in der dunklen dicken Basis (Fig. 3).

Was die Bedeutung der geschilderten Figuren anlangt, so kann wohl kein Zweifel darüber bestehen, dass sie mit den von Rouget so trefflich beschriebenen und abgebildeten Zellen in Beziehung stehen. Bei dem Silberpräparate sind die Zellen blasser oder ungefärbt geblieben und treten daher in der Form negativer Bilder auf, wie bei den bekannten Silberpräparaten der Hornhaut.

Betrachtet man die durch Karmingelatine-Injection erhaltenen Figuren genauer, so sieht man deutlich in den meisten derselben einen Kern; da wo er nicht sichtbar ist, scheint er durch die Intensität der Färbung verdeckt zu sein.

An den Silberfiguren habe ich Kerne nicht wahrnehmen können.

Es entsteht nun die Frage: Sind die rothen Figuren nicht etwa nur die durch diffundirten Karminfarbstoff der Injectionsmasse gefärbten Zellen Rougets, also das Positiv des Silbernegativs? Ich glaube nicht. Mir scheint vielmehr — und sehe ich darin das Bemerkenswerthe des hier geschilderten Befundes — auch von der Injectionsmasse selbst ein Theil zur Herstellung dieser Figuren beigetragen zu haben. Ich meine im Anschlusse an die Vorstellung v. Recklinghausen's bezüglich der von ihm beschriebenen Saftlückenbilder, dass die Silberbilder nicht nur hell gebliebenen Zellen entsprechen, sondern auch den von ihnen besetzten Räumen, welche ich als nicht völlig durch die Zellen ausgefüllt betrachte.

Digitized by Google

Die Karminfiguren erkläre ich mir nun so, dass ein Theil der Gelatine in diese Safträume eingedrungen ist, soweit er darin noch neben den Zellen und deren Ausläufern Platz fand; die Zellen selbst und deren Kerne wurden dabei gefärbt. Aber die rothen Figuren bedeuten demnach mehr als gefärbte Zellen; sie entsprechen den letzteren plus einem dünnen Leimmantel, der sie einhüllt.

Die Gründe für diese Auffassung finde ich in Folgendem: Einmal haben die rothen Figuren, den Silberbildern gegenüber, etwas Plumpes, was sich wohl kaum anders, als durch die Annahme des Eindringens einer wenn auch nur geringen Quantität der Leimmasse erklären lässt. Dann reichen bei den Leimfiguren die Ausläufer auch nicht so weit um das Gefäss herum, wie bei den Silberbildern, als wäre eben der Leim in den feineren Ausläufern nicht so weit vorgedrungen; ferner ist die rothe Figur ebenso körnig und von ganz demselben Aussehen — nur dunkler — wie das mikroskopische Bild der Leimmasse selbst. Endlich möchte ich auch noch vacuolenähnliche Bilder, s. Fig. 3, anführen, wie man sie häufig unter dem Mikroskope in erstarrtem Leim antrifft, so wie den Umstand, dass man die Gefässsprossen und Gefässbrücken (Fig. 3 u. 4) fast stets ganz wie von einem rothen Mantel eingehüllt sieht.

Ist diese meine Auffassung richtig, so würde also an den Capillaren der Hyaloidea ein Saftlückensystem nachweisbar sein, was vom Gefässlumen aus zu füllen wäre.

Iwanoff[1]) und Andere sind allerdings der Ansicht, dass die Gefässe resp. die Capillaren der Hyaloidea von einem continuirlichen Lymphraum vollständig umgeben seien[2]). Das muss ich für den Frosch auf Grund meiner Präparate in Abrede stellen. Das Gefässrohr ist an seiner Aussenseite mit der anstossenden Grundsubstanz fest verkittet, und nur da, wo die letztere durch die durch das Silber markirten Saftlücken unterbrochen ist, ist die Gefässwandung frei. In diese Räume ist das Extravasat oder richtiger

1) Iwanoff, Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie des Froschglaskörpers. Medicinisches Centralblatt. 1868. No. 3. pag. 129.

2) His hat dieses für die Gefässe des Centralnervensystems nachgewiesen in seiner Arbeit: Ueber ein perivasculäres Kanalsystem in den nervösen Centralorganen und dessen Beziehungen zum Lymphsystem. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. 1865.

Digitized by Google

Filtrat direkt hineingetreten und bildet einen Ausguss derselben, ohne jedoch durchweg in die feineren Kanälchen gelangt zu sein. Wäre ein ununterbrochener Lymphraum um das Gefäss vorhanden, dann müsste sich, vorausgesetzt, dass alle Theile der Gefässwandung für das Filtrat gleich leicht passirbar wären, anstatt der scharf markirten Figuren ein gleichmässiger rother Mantel um das Gefäss herum vorfinden. Das ist ja aber doch nicht der Fall. Es könnte vielleicht Jemand behaupten wollen, dass dennoch ein ununterbrochener Lymphraum um das Gefäss bestände, und dass die betreffenden Figuren der Ausdruck wären von leichter passirbaren Stellen in der Gefässwandung. Das Unrichtige dieser Ansicht ist leicht zu beweisen. Es sind nämlich helle und ganz dunkle Figuren vorhanden, die alle gleich scharf die bestimmte Form besitzen, während doch die dunkleren Figuren, die einer viel dickeren Schicht und einem grösseren Quantum des Filtrats entsprechen, durch Auseinanderfliessen verschwommener und unbestimmter in der Form sein müssten, wenn die Annahme richtig wäre.

Die Frage, auf welchem Wege die Flüssigkeit das Gefässlumen verlassen hat und in die Safträume eingedrungen ist, vermag ich zur Zeit nicht zu beantworten: Rupturen der Gefässwand glaube ich indessen mit Bestimmtheit ausschliessen zu können.

Wie in der Hyaloidea, fand ich auch in anderen Organen für dieselben mehr oder weniger typische Karminfiguren, besonders schön an Gefässen der Schädelknochen. Es fehlen mir jedoch entsprechende Silberpräparate als Controlle, weshalb ich an dieser Stelle nicht weiter darauf eingehen will.

In Bezug auf die Abbildungen möchte ich noch erwähnen, dass ich zur Erleichterung des Verständnisses nur den dem Beschauer zugekehrten Theil der Gefässwandung wiedergegeben habe [1]).

---

1) Die Mittheilung von Siegm. Mayer, Wiener akad. Sitzungsber. III. Abth. März 1886. Bd. XCIII, Studien zur Histologie und Physiologie des Blutgefässsystems, kam mir erst zur Kenntniss, als das Vorstehende bereits gedruckt war, so dass ich dieselbe nicht mehr berücksichtigen konnte; auch wird die ausführliche in Aussicht gestellte Publication abzuwarten sein.

Digitized by Google

Die Sinnesorgane der Antenne und der Unterlippe der Chilognathen.

Von

Otto vom Rath.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Strassburg.)

Hierzu Tafel XX.

Auf Veranlassung des Herrn Professor Dr. Oscar Schmidt begann ich vor mehreren Jahren die Mundwerkzeuge und die Antennen der Chilognathen eingehender zu untersuchen. Die Resultate dieser Studien werden unter dem Titel „Beiträge zur Kenntniss der Chilognathen“ als Dissertation veröffentlicht. Hier möchte ich nur über den histologischen Bau der Sinnesorgane berichten, welche an der Antenne und an der Unterlippe (Gnathochilarium) der Chilognathen gefunden werden.

Es werden zuerst die Sinnesorgane der Antenne besprochen werden; es kommen hier die „Kegel“ und die „Zapfen“ in Betracht; die verschiedenartigen Haare der Antenne, die wahrscheinlich zum Theil als Tastorgane functioniren, unterhalb derer aber keine deutlich differencirte Sinneszellen zu beobachten sind, werden ausser Acht bleiben. Die Kegel und die Zapfen wurden schon von Leydig[1]) beobachtet und als Sinnesorgane gedeutet. Ueber den histologischen Bau des zugehörigen nervösen Apparates ist neuerdings eine Abhandlung von Sazepin[2]) erschienen. Schon vor der Veröffentlichung derselben gab Bütschli, unter dessen Leitung die Arbeit ausgeführt ist, die Resultate bekannt. Als diese Mit-

1) Leydig, Ueber Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten in Müller's Archiv, pag. 265—314. 1860.

2) Sazepin, Ueber den histologischen Bau und die Vertheilung der nervösen Endorgane auf den Fühlern der Myriapoden. St. Petersburg. 1884.

Digitized by Google

theilung Bütschli's[1]) erschien, hatte ich mich schon seit einiger Zeit mit diesen Untersuchungen beschäftigt; ich habe dieselben fortgesetzt, weil ich nicht ganz mit den Resultaten Sazepin's einverstanden bin. Hinsichtlich der Vergleichung der in den Antennen der Chilognathen gefundenen nervösen Endorgane mit denen der Antennen der Wespe, weiche ich von der Auffassung Sazepin's principiell ab. Ich habe auch die Sinnesorgane der Antenne des Flusskrebses zum Vergleich beigezogen.

Im zweiten Abschnitt will ich die Sinnesorgane der Unterlippe der Chilognathen besprechen; diese sind von keinem der früheren Autoren als Sinnesorgane erkannt worden.

Histologie der Sinnesorgane der Antenne.

Die Kegel.

Auf dem Endglied der Antenne findet man kegelförmige, an der Spitze durchbohrte Fortsätze des Integumentes, die sogenannten Kegel; es sind deren meistens vier; bei der Gattung Sphaeropoeus, sowie einigen Species der Gattung Spirobulus ist eine grosse Anzahl vorhanden. Diese Gebilde sind zuerst von Leydig (l. c.) beschrieben worden, welcher auch beobachtete, dass an der Spitze der Chitinröhre der Inhalt derselben hervorragt und ein kleines „Endknöpfchen" bildet. Der zu den Kegeln zugehörige nervöse Apparat ist von Sazepin (l. c.) für Polydesmus und Glomeris beschrieben worden. Ich bespreche zuerst meine eigenen Befunde und beginne mit der Beschreibung des zu den Kegeln gehörigen Apparates bei Polydesmus complanatus (Taf. XX. Fig. 6, Fig. 5, Fig. 4).

Der in der Antenne verlaufende Nerv theilt sich im sechsten Glied in vier Hauptäste; jeder derselben wird von einer Masse grosser länglicher Zellen umlagert, die relativ kleine Kerne mit grossen Kernkörperchen besitzen. Der Nerv tritt dann in das Ganglion ein, welches durch kleine Zellen mit runden Kernen ausgezeichnet ist (Fig. 5). Dieses Ganglion liegt im siebenten Glied, reicht aber, namentlich bei jungen Exemplaren, eine Strecke weit in das sechste Glied zurück, wo es innerhalb der Masse grosser

1) Bütschli, Ueber die nervösen Endorgane an den Fühlern der Chilognathen und ihre Beziehungen zu denen gewisser Insekten. Biologisches Centralblatt. Bd. IV. No. 4.

Digitized by Google

Zellen etwas verjüngt endet. Beim Eintritt in das Ganglion fasert sich der Nerv auf, und die einzelnen Fasern treten zwischen die Zellreihen des Ganglions hinein; die Zellen des Ganglions sind nämlich mehr oder weniger deutlich in Längsreihen angeordnet. Zwischen diesen Reihen treten am Vorderende des Ganglions feine Fasern hervor und laufen in die Kegel. An diesen Fasern bemerkt man sehr kleine längliche Kerne, die in einer gewissen Entfernung von dem Ganglion eine einigermassen regelmässige Reihe bilden und vereinzelt auch weiter nach hinten angetroffen werden (Fig. 5 lk). An der Oberfläche der Ganglien findet man kleine flache Kerne, welche wahrscheinlich einer feinen bindegewebigen Hülle angehören. Die den vier Nerven und den vier Kegeln entsprechenden vier Ganglien sind dicht zusammengelagert, so dass sie auf dem Querschnitt wie die vier Quadranten der im ganzen annähernd kreisförmigen Ganglienmasse erscheinen (Fig. 4). Am Vorderende der Antenne findet man langgestreckte Hypodermiszellen, welche zwischen den vier Ganglien liegen und dieselben auch allseitig umhüllen (Fig. 5 hyp[1]); diese Zellen besitzen kleine längliche Kerne.

Ueber die Deutung dieser Befunde ist folgendes zu sagen. Die grossen Zellen (Fig. 5 grz) werden von Sazepin für Ganglienzellen gehalten. Die Richtigkeit dieser Deutung ist mir aus ververschiedenen Gründen sehr unwahrscheinlich. Der Habitus der Zellen stimmt mit keinen nervösen Elementen der Myriapoden überein, und ich habe nie bei anderen Arthropoden derartige Ganglienzellen gesehen oder beschrieben gefunden. Der Zellkörper erscheint auf Präparaten, die mit Picrocarmin oder Alaun-Cochenille gefärbt sind, schwach tingirt und von eigenthümlichem Habitus. Die mehr peripher liegenden Zellen im oberen Theil der fraglichen Zellmasse sind kleiner und runder, die centralen, dem Nerven mehr genäherten, sind grösser, langgestreckt, an den Enden spitz auslaufend, und zeigen häufig an der Peripherie kleine Mengen stark tingirbarer Substanz. Die peripheren Zellen reichen an den Ganglien eine Strecke weit nach oben und liegen deutlich ausserhalb derselben, so dass sie hier nicht leicht Jemand für nervös halten dürfte. Die peripheren Zellen gehen mit Uebergängen in die centralen über, bei denen die Form die Vermuthung nervöser Natur näher legt. Alle diese fraglichen Zellen zeigen Aehnlichkeit mit den Zellen des Fettkörpers, welchen man zwischen Darm und Muskulatur in den Segmenten findet. Es besteht eine Aehnlich-

Digitized by Google

keit der Kerne, insofern Fettkörperzellen ebenfalls eine schwach sich färbende Kernsubstanz und ein stark sich färbendes Kernkörperchen enthalten. Der Durchmesser der Kerne der Fettkörperzellen im Körper beträgt 0,005—0,0062 mm, während der Durchmesser der Kerne in den fraglichen Zellen der Antenne häufig 0,005 mm, manchmal etwas weniger beträgt. Die Zellen des Fettkörpers zeigen je nach dem Alter und dem Ernährungszustande des Thieres eine mehr oder weniger reichliche Menge grösserer oder kleinerer Tropfen assimilirter Substanz. Ich fand in einem jungen Thiere Fettkörperzellen, welche keine grösseren derartigen Tropfen enthielten und diese stimmten mit den fraglichen Zellen der Antenne auch in Bezug auf den Habitus und ungefähr in Bezug auf die Grösse des Zellkörpers überein. Ich will hier gleich anführen, dass bei Glomeris und Julus dieselbe Aehnlichkeit zwischen den grossen Zellen der Antenne und den Fettkörperzellen zu bemerken ist. Bei Glomeris marginata hatten die Kerne dieser fraglichen Zellen der Antenne einen Durchmesser von 0,005 mm, die des Fettkörpers in den Segmenten waren um ein weniges grösser. Die frappanteste Aehnlichkeit der Fettkörperzellen in den Segmenten mit den grossen Zellen in der Antenne fand ich bei Juliden, wo auch die äussere Form genau übereinstimmte. Diese Beobachtungen wurden an Schnitten gut gehärteter und gefärbter Thiere angestellt; am frischen Thiere habe ich keine nennenswerthen Resultate erzielen können.

Dem Gesagten zufolge bezweifle ich, dass die grossen Zellen der Antenne nervöser Natur sind und glaube vielmehr, dass sie den Fettkörperzellen nahestehen. Was das Ganglion betrifft, so habe ich in Folge der Feinheit der Gebilde nicht entscheiden können, ob die Fasern, welche unten in das Ganglion eintreten, dieselben sind, welche dasselbe oben verlassen; ich glaube aber, dass die eintretenden Nervenfasern sich allmählich an die Ganglienzellen vertheilen und dass von den Ganglienzellen sehr feine Fasern ausgehen, die sich zu den in die Kegel tretenden Fasern zusammenlegen; ich glaube also mit anderen Worten, dass die sogenannten Ganglienzellen alle oder zum Theil Sinneszellen sind, zu denen Nervenfasern herantreten, und von denen aus feinste protoplasmatische Ausläufer in die Kegel gehen. Es würde so eine Analogie zu den weiter unten besprochenen Ganglien in den Antennen des Flusskrebses existiren, bei welchem sich deutlich

Digitized by Google

nachweisen lässt, dass die Fortsätze der Sinneszellen zu einem in das Haar führenden Strang sich zusammenlagern. Bei den Chilognathen würde jede Faser aus den Fortsätzen einer Längsreihe von Sinneszellen sich zusammensetzen, und zu jedem Kegel gehört eine ganze Anzahl solcher Fasern und solcher Reihen, nämlich ein sogenanntes Ganglion. Ebenso wie für Sazepin waren auch für mich im Ganglion Contouren der Zellen sehr schwer wahrzunehmen; an einzelnen Stellen liess sich erkennen, dass die Zellen rund sind, und war da oder dort ein feiner gegen die Faser gehender Fortsatz mit einiger Sicherheit zu sehen. Die kleinen Kerne, welche zwischen den Fasern gefunden werden, die von den Ganglien zu den Kegeln gehen, werden von Sazepin als „eigenthümliche spindelförmige, körnige Gebilde“ erwähnt; ihre Kernnatur ist mir unzweifelhaft; ich halte sie für die Kerne von Stützzellen, welche wahrscheinlich ebenso wie die Sinneszellen des Ganglions aus Hypodermiszellen hervorgegangen sind. Diese Kerne haben Aehnlichkeit mit den Kernen der langen Hypodermiszellen, die zwischen den Ganglien und ausserhalb derselben bemerkt werden, sind aber etwas kleiner. Sie haben auch Aehnlichkeit mit den Kernen der bindegewebigen Hülle der Ganglien und mit den Neurilemmkernen des Nerven.

Das Ganglion zeigt noch ein eigenthümliches Gebilde, welches besonders besprochen werden muss. Man bemerkt auf den Schnitten, namentlich auf dünnen Querschnitten, dass an der Peripherie jedes Ganglions ein dunkler Strang liegt. Derselbe fällt durch sehr zahlreiche und sehr kleine, stark tingirte Kerne auf. Er enthält ausser den kleinen Kernen Elemente, die auf dem Querschnitt homogen erscheinen und auf dem Längsschnitt nur schwer zu sehen sind. In Folge der Kleinheit des Objektes liess sich über den Strang nichts Genaueres feststellen, doch vermuthe ich, dass die letzteren Elemente muskulöser Natur sind, weil bei Julus und Glomeris genau an der Stelle dieses Stranges ein Muskel gefunden wird, der ebenso wie der fragliche Strang bei Polydesmus oberhalb des Ganglions fein ausläuft, nach unten aber viel weiter sich fortsetzt und schliesslich mit dem zur Bewegung des siebenten Gliedes bestimmten Muskel sich vereinigt. Der Strang beginnt unvermittelt in der oberen Hälfte der grosszelligen Masse, schwillt etwas an und verjüngt sich dann allmählich, so dass die letzten Spuren bis nahe an die Kegel verfolgt werden können. Sazepin hat diesen Strang

Digitized by Google

gesehen und abgebildet (l. c. Tafel 2, Fig. 22), er deutet denselben als Fortsetzung des an das Ganglion herantretenden Nerven. Ich kann aber weder konstatiren, dass der Nerv in dies Gebilde übergeht, noch kann ich dasselbe nach seinem Bau für einen Nerven halten. Auch die angeblichen Nervenfasern, welche Sazepin in Fig. 19 und 20 zeichnet, habe ich nicht erkennen können, und ich kann kaum glauben, dass derartige Nervenfasern, wenn sie wirklich vorhanden wären, an meinen Präparaten nicht zu sehen sein sollten.

Bei Glomeris (Fig. 3) und Julus (Fig. 2) sind die zu den Kegeln gehörigen nervösen Apparate im wesentlichen ebenso gebaut, wie bei Polydesmus; dasselbe Verhalten habe ich bei Craspedosoma polydesmoides, Spirobolus phranus und bei Spirostreptus foveatus beobachtet. In allen diesen Fällen theilt sich der Nerv in vier Hauptäste, diese werden von den eigenthümlichen grossen Zellen umlagert und treten in das aus vielen kleinen Zellen mit runden Kernen bestehende Ganglion ein; das untere Ende des Ganglions ist auch noch von den eben erwähnten grossen Zellen umgeben. Die Zellen des Ganglions sind in Längsreihen geordnet; aus dem Ganglion gehen Fasern hervor, welche zu einem Bündel vereinigt, in die Kegel eintreten. Das Bündel ist zwischen den Ganglien und den Kegeln bei manchen Gattungen, namentlich bei Glomeris, etwas verbreitert (Fig. 3). An der Oberfläche des Ganglions und des Bündels findet man vereinzelt kleine, längliche Kerne. Ebensolche Kerne bemerkte ich an dem Nerven in dessen ganzem Verlauf bis zum Ganglion, ferner vereinzelt zwischen den Zellreihen des Ganglions, sodann zwischen den Fäden des Bündels, wo diese Kerne zahlreich in einem wenig über dem Ganglion liegenden Niveau gelegen sind. Aehnliches Aussehen haben die Kerne der langgestreckten Hypodermis-Zellen, die zwischen und neben den Bündeln gefunden werden. Wir sahen bei Polydesmus an der Peripherie jedes Ganglions einen eigenthümlichen, viele kleine Kerne zeigenden Strang. Bei Julus sah ich einen Muskel, welcher in der gleichen Weise wie dieser Strang an der Peripherie jedes Ganglions gelagert war. Diese vier Muskelbündel zweigen sich in der Höhe der grossen Zellen von den vier Muskelbündeln ab, welche am unteren Rande des siebenten Gliedes sich inseriren und lassen sich an der Peripherie des Ganglions bis vor die Reihe der länglichen Kerne verfolgen, wo sie in ähnlicher Weise wie der bei Polydesmus beobachtete

Digitized by Google

Strang allmählich verschwinden. Eine Ansammlung kleiner Kerne, wie wir sie bei Polydesmus bemerkten, ist nicht zu sehen, man bemerkt nur einige kleine Kerne in der Umgebung des Muskels gelagert.

Was schliesslich diejenigen Antennen angeht, welche durch eine grosse Anzahl von Kegeln ausgezeichnet sind (z. B. bei Sphaeropoeus und einigen Species von Spirobolus), so ist keine wesentliche Abweichung zu bemerken. Der Hauptnervenstamm theilt sich, anstatt in vier Aeste auseinander zu gehen, in so viele Aeste, als Kegel vorhanden sind, und für den zu jedem Kegel gehörigen nervösen Apparat gilt genau dasselbe, was wir oben für die anderen Chilognathen festgestellt haben.

Die Kerne der Ganglienzellen sind bei den verschiedenen Familien in Bezug auf ihre Grösse nur wenig verschieden. Der Durchmesser dieser Kerne beträgt bei den meisten Juliden 0,0045 mm, bei Polydesmus complanatus 0,0032 mm, bei Glomeris marginata 0,0045—0,005 mm, bei mehreren Species der Gattung Spirobolus 0,005 mm.

Die Zapfen.

Auf dem vorderen Rand des siebenten, sechsten und meistens auch des fünften Gliedes stehen sogenannte Zapfen, nämlich mehr oder weniger cylinderförmige Chitinröhren, an deren Spitze keine Oeffnung zu sehen ist. Dieselben stehen manchmal kranzförmig in regelmässigen Abständen um den ganzen Oberrand des Gliedes herum, manchmal bilden sie nur eine an der äusseren Seite der Antenne stehende Gruppe. Auf Schnitten, namentlich auf Längsschnitten, bemerkt man, dass den Zapfen Ganglien entprechen. Die Ganglien liegen im oberen Theil des betreffenden Gliedes ganz nahe an der Hypodermis und häufig, z. B. bei den Glomeriden, schliessen sie sich der Hypodermis so eng an und sind so in dieselbe eingelagert, dass sie durch das Pigment derselben verdeckt werden. Ich habe diese Ganglien bei Julus, Spirostreptus, Spirobolus und Polydesmus genauer untersucht. Der einzige Autor, welcher diese Ganglien erwähnt, ist Sazepin; derselbe schreibt von Polydesmus: „In der vorderen breitesten Region der Glieder nimmt ein Seitenast (des Nervenstammes) seinen Ursprung und begiebt sich zur Aussenseite des nächst vorderen Gliedes, um die hier befindlichen Zapfen zu innerviren.“ In Sazepin's Figur 15

Digitized by Google

und 21 sind diese Ganglien angedeutet; Kerne scheint Sazepin nur in dem Ganglion des siebenten Gliedes gesehen zu haben.

Bei Polydesmus complanatus (Fig. 5) konnte ich folgendes beobachten. Am Anfange des fünften Segmentes zweigt sich vom Hauptnerven, der stets an der Innenseite der Antenne verläuft, ein Seitenast ab, zieht sich an der äusseren Seite des Gliedes entlang, um kurz unter der Gruppe der kleinen und grösseren Zapfen am vorderen Rande dieses Segmentes ein Ganglion zu bilden. Dasselbe Verhalten wiederholt sich am sechsten Gliede. Diese kleinen Ganglien am fünften und sechsten Gliede besitzen einen ähnlichen Bau, wie die grossen Ganglien, welche zu den auf der Spitze gelegenen Kegeln gehören. Sie bestehen aus Sinnes- oder Ganglienzellen mit runden Kernen und zeigen weiter vorne die kleinen länglichen Kerne. Ein Homologon der Masse grosser länglicher Zellen ist hier nicht vorhanden. Die kleinen dornförmigen Zapfen am siebenten Segment besitzen ebenfalls ein langgestrecktes Ganglion, welches durch das ganze Glied zu verfolgen ist und am unteren Ende in einen Nerven übergeht, über dessen Verlauf ich ebenso wenig wie Sazepin in's Klare gekommen bin.

Anhangsweise soll hier noch die kleine, an der Aussenseite des siebenten Gliedes bei Polydesmus complanatus befindliche Ausstülpung des Chitins erwähnt werden (Fig. 6), welche Sazepin das fingerförmige Organ genannt hat. In derselben bemerkt man eine Anzahl Zellen mit länglichen Kernen. Es dürften dies modificirte Hypodermiszellen sein, resp. Sinneszellen, die aus Hypodermiszellen entstanden sind. Dieselben sind schon von Sazepin beschrieben und abgebildet worden. Fig. 5 zeigt diese Ausstülpung im Längsschnitt und Fig. 4 im Querschnitt.

Ganz ähnlich wie bei Polydesmus fand ich die zu den Zapfen gehörigen Ganglien am fünften, sechsten und siebenten Gliede bei Spirobolus und Spirostreptus. Ebenso wie bei Polydesmus zeigte das Ganglion runde Kerne und vor denselben längliche Kerne. Solche längliche Kerne habe ich bei Juliden bei den unter den Zapfen gelegenen Ganglien nicht bemerken können. Bei Glomeris marginata (Fig. 3) habe ich die zu den Zapfen gehörigen Ganglien nicht deutlich sehen können, doch habe ich mich an einigen Schnitten überzeugt, dass dieselben vorhanden sind, aber durch das Pigment der Hypodermis verdeckt werden. Bei Julus (Fig. 2)

Digitized by Google

fand ich folgendes: Die Zapfen des fünften und sechsten Gliedes besitzen ein Ganglion, welches kleine runde Kerne zeigt und welches, nach hinten sich verschmälernd, in einen Nerven übergeht, der sich vom Hauptnerven am unteren, resp. hinteren Theile des bezüglichen Gliedes abgezweigt hatte. Dass die kleinen Zapfen auf dem siebenten Gliede auch ihr Ganglion besitzen, dürfte mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit angenommen werden; man bemerkt in der Hypodermis eine grössere Anzahl von Kernen, und dieselben können wohl als Sinnes- oder Ganglienzellen aufgefasst werden, da auch die entsprechenden Sinneszellen der anderen Segmente der Hypodermis innig anliegen und theilweise durch keine scharfe Grenze von derselben getrennt sind. Eine solche innige Beziehung zwischen der Hypodermis und diesen Sinneszellen ist leicht begreiflich, da die letzteren höchst wahrscheinlich nichts anderes als modificirte Hypodermiszellen sind.

Vergleichung mit ähnlichen Sinnesorganen der Wespe und des Krebses.

Sazepin hat die einzelnen Bestandtheile der in den Antennen der Chilognathen gelegenen Ganglien mit den Sinnesorganen der Insektenantennen und zwar im Speziellen mit denjenigen von Vespa crabro verglichen. Sazepin hat richtig erkannt, dass das, was Hauser[1]) bei Vespa als grosse Kerne mit vielen Kernkörperchen bezeichnet, ein Ganglion mit vielen Kernen ist. Ich kann mich jedoch auf Grund meiner eigenen Untersuchungen an Vespa crabro und anderen Hymenopteren den weiteren Ausführungen von Sazepin nicht anschliessen. Sazepin glaubt nämlich, dass bei Vespa zu jedem Kegel oder jeder Grube zwei hintereinander liegende, differente Ganglien gehören, und vergleicht das vordere dieser Ganglien mit dem, was wir bei Chilognathen Ganglion genannt haben, das hintere dieser Ganglien mit der Masse grosser Zellen, welche bei den Chilognathen den Ganglien nach hinten hin folgt. In der Abbildung, welche Sazepin giebt, ist merkwürdigerweise bei dem Kegel nur ein Ganglion zu sehen, eine Thatsache, welche besser mit der Natur als mit der Beschreibung übereinstimmt. Der Schnitt durch die Grube, welchen Sa-

---

1) Hauser, Physiologische und histologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insekten. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXIV.

Digitized by Google

zepin abbildet, zeigt vor dem unter der Chitinschicht gelegenen Ganglion, in dem sogenannten ausgezogenen Theile, eine Anzahl von Kernen, die als das vordere Ganglion gedeutet werden. Man findet in der That an dieser Stelle rings um den nervösen Strang, welcher vom Ganglion nach vorne reicht, einige flache, abgeplattete Kerne; es lässt sich aber mit befriedigender Deutlichkeit erkennen, dass diese Kerne Hypodermiszellen angehören. Ich kann mich in dieser Frage auch auf die Darstellung von Kräpelin[1]) berufen, die um kurzes früher als die Mittheilung Bütschli's erschienen ist. Kräpelin schreibt über die sogenannten spaltförmigen Gruben bei Vespa vulgaris: „Ich glaube an den Längsschnitten deutlich zu erkennen, dass von der gewaltigen Ganglienzelle mit vielen Kernen (vielleicht auch Ganglion mit vielen Zellen, jedenfalls aber nicht, wie Hauser will, Zellkern mit bis 30 „Kernkörperchen") ein anfangs dünner und, wie der Tangentialschnitt zeigt, runder, dann aber sich plattenartig ausbreitender und hier deutlich eine faserige Structur verrathender Nervenstrang ausgeht, der sich der ganzen Länge nach an die Membran des Spaltes ansetzt. Zu beiden Seiten umschliessen augenscheinlich Epithelzellen den Nervenstrang im Porenkanal." Die Ganglien der Kegel liegen ebenso wie die der Gruben am unteren Ende des Porenkanals und ragen bei ausgewachsenen Thieren, welche eine sehr dicke Chitinschicht besitzen, zum Theil noch in den Porenkanal hinein. Das Ganglion, welches zu einem Kegel (oder einer Grube) gehört, entsendet in denselben einen Faserstrang, wie wir ihn bei Kräpelin abgebildet sehen. Dieser Faserstrang ist von einzelnen Hypodermiszellen mit abgeplatteten Kernen umgeben. Diese Hypodermiszellen wurden von Hauser (l. c.) abgebildet und als flankirende Geisselzellen bezeichnet. Hauser's Stäbchenkranzzapfen habe ich ebenso wenig wie Kräpelin gesehen. Zu jedem Ganglion eines Kegels oder einer Grube tritt ein kleines Nervenästchen, nicht eine einzelne Faser, wie Kräpelin angiebt.

Ich hatte Gelegenheit, die Antenne eines frisch gehäuteten Flusskrebses und zwar den äusseren Ast der inneren Antenne zu schneiden und habe hier Sinnesorgane gefunden, welche im wesentlichen denen der Wespenantenne ähnlich sind und welche

---

1) Kräpelin, Ueber die Geruchsorgane der Gliederthiere. Eine historisch-kritische Studie. Hamburg 1883.

Digitized by Google

eine sichere morphologische Deutung gestatten. Die äusserlich sichtbaren Theile dieses Sinnesorganes, die sogenannten Geruchshaare, hat schon Leydig[1]) beobachtet und als Cylinder bezeichnet, Seite 283. Kräpelin (l. c.) hat diese Organe hauptsächlich bei Calianassa und Pagurus untersucht, und die folgende Darstellung ist von der Kräpelin's nicht im wesentlichen verschieden. Meine Beobachtungen beim Flusskrebs sind folgende. Zu jedem Geruchshaare gehört ein Ganglion (Fig. 10), welches eine grosse Anzahl ziemlich grosser, runder Kerne zeigt. Diese letzteren besitzen ein dünnes Netz von chromatischer Substanz und ein deutliches Kernkörperchen. Man kann die Contouren der Zellen stellenweise erkennen und sich überzeugen, dass jede Zelle einen Fortsatz entsendet. Diese Fortsätze aller Zellen vereinigen sich und bilden das feinfaserige Bündel, welches in das Haar eintritt und dasselbe ausfüllt. Beim Flusskrebs kann über die Deutung dieser Zellen kein Zweifel sein, sie sind Sinneszellen. Die Kerne der Hypodermis sind namentlich in der Nähe des Ganglions beträchtlich dunkler als die Kerne des Ganglions und grösstentheils auch abgeplatteter oder langgestreckt, so dass sie nicht wohl mit den Kernen der Sinneszellen verwechselt werden. Derartige dunkle Kerne umgeben das Faserbündel auf dem Wege vom Ganglion bis zum Eintritt in das Haar, umgeben ferner den vorderen Theil des Ganglions und finden sich vereinzelt auch dem Faserbündel anliegend, soweit dasselbe im Ganglion selbst zu verfolgen ist. Alle diese dunklen Kerne halte ich für Hypodermiskerne. Innerhalb des Faserbündels habe ich keine Kerne wahrgenommen, ebenso wenig im Haare selbst.

Beiläufig erwähne ich, dass ich in der Antenne von Chilopoden z. B. bei Scolopendra cingulata zahlreiche Ganglien bemerkt habe, welche im Prinzip ähnlich gebaut sind, wie die Ganglien des Flusskrebses und der Wespe. Jedem der auf der Antenne stehenden langen Tasthaare, sowie der kürzeren Haare und der zapfenförmigen Haargebilde entspricht ein solches Ganglion. Diese Haargebilde sind von Sazepin bei einigen Chilopoden-Gattungen beschrieben und abgebildet worden, aber bei keinem Autor habe ich über den histologischen Bau des dazu gehörigen nervösen Ap-

---

1) Leydig, Ueber die Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten. Müller's Archiv. 1860. pag. 265 u. ff.

Digitized by Google

parates irgend welche Angaben gefunden. Die Untersuchungen Sazepin's beziehen sich auf Geophilus linearis, Cryptops hortensis, Lithobius fortificatus und Lithobius borealis.

Histologie der Sinnesorgane der Unterlippe.

Die Sinnesorgane der Unterlippe befinden sich auf den sogenannten „Laden" und an dem „kappenförmigen Aufsatz".

Die Laden sitzen dem Vorderrande der Unterlippe und zwar den sogenannten Stammtheilen derselben auf (Fig. 1); es sind jederseits in der Regel zwei, bei Sphaerotherium und Sphaeropoeus nur eine Lade vorhanden. Die Laden sind Chitincylinder von der Form eines Bechers, dessen Boden nach vorn gerichtet ist. Auf diesem, meist von einer ziemlich dünnen Membran gebildeten Boden stehen in grosser Zahl Kegel, die an der Spitze deutlich durchbohrt sind. Latzel[1]) hat diese Kegel Zahnspitzen genannt. Diese Kegel haben eine grosse Aehnlichkeit mit denen, welche wir auf der Antennenspitze beschrieben haben; allerdings sind sie bedeutend kleiner und verhältnissmässig länglicher und schlanker gebaut als die gedrungenen, an der Basis stark verbreiterten Kegel der Antenne. Der Inhalt der Kegel auf den Laden ragt hin und wieder als ein feines haarartiges Gebilde aus der Oeffnung heraus.

Ferner findet man ähnliche Sinnesorgane an demjenigen Theil der Unterlippe, welchen Latzel (l. c.) ungegliederten Lappen (lobus lingualis) genannt hat, und welchen ich als kappenförmigen Aufsatz bezeichne. Derselbe sitzt jederseits den sogenannten Zungenblättern auf, also mehr medianwärts als die Laden. Er zeigt eine grosse, mit Kegeln besetzte Platte an seiner Oberseite. Ausser dieser dorsalwärts gerichteten Platte besitzt der kappenförmige Aufsatz eine kleinere ebenfalls mit Kegeln besetzte Platte, welche nach vorne gerichtet ist. Die Lage und Form dieser Platten ist aus Fig. 8 (Ansicht des rechten kappenförmigen Aufsatzes von oben) und aus Fig. 7 (Längsschnitt durch denselben in der Richtung des Pfeiles) ersichtlich. Die vordere Fläche ist bei den einzelnen Gattungen in verschiedenem Maasse entwickelt. Bei der Gattung Julus ist sie verhältnissmässig gross und trägt eine grosse Anzahl Kegel; im Gegensatz dazu kann man bei der ganzen Familie der

1) Latzel, Die Myriapoden der österreichisch-ungarischen Monarchie. Zweite Hälfte. Wien 1884.


Digitized by Google

Glomeriden hier weder Kegel sehen, noch darf man von einer Platte sprechen, indem die am Rande der Zungenblätter nach vorne vortretende Chitinmembran mit abgerundetem Bogen in die dorsale Fläche umbiegt. Der ganze kappenförmige Aufsatz ist stark chitinisirt, mit Ausnahme der vorderen und oberen Platte, letztere erscheint daher bei der Ansicht von oben bei schwächerer Vergrösserung wie ein ovales Loch, welches von der stark chitinisirten Wand des Aufsatzes wie von einem Ring umgeben wird; ich werde im Folgenden die obere Platte „das verdünnte Chitinfeld des kappenförmigen Aufsatzes" nennen. Das verdünnte Chitinfeld trägt bei sämmtlichen Gattungen der Chilognathen eine grosse Anzahl von Kegeln. Dieselben stehen entweder in einer grossen Gruppe zusammen, oder sie bilden mehrere kleinere Gruppen. Da diese Kegel meist ziemlich senkrecht in der Membran stehen, so giebt bei der Ansicht von oben jeder das Bild zweier concentrischer Kreise (Fig. 8). Ihre wahre Gestalt zeigt der Längsschnitt (Fig. 7). Die Kegel des verdünnten Chitinfeldes scheint weder Latzel noch einer der anderen Forscher beachtet zu haben, während die der vorderen Platte von Latzel als Bezahnung des Zungenlappens erwähnt werden.

Ich habe den zu den Kegeln der Unterlippe gehörigen nervösen Apparat bei den Gattungen Julus, Spirobolus, Spirostreptus, Glomeris, Sphaerotherium, Polydesmus und Craspedosoma untersucht. Von der seitlichen und unteren Fläche des unteren Schlundganglions entspringen zwei Nerven, welche direkt über dem Ausführungsgang der Speicheldrüsen nach vorne laufen. Jeder dieser Nerven theilt sich in zwei Aeste, deren median gelegener direkt zu den Sinnesorganen des kappenförmigen Aufsatzes führt, während der mehr lateralwärts gelegene sich abermals theilt und die beiden auf den Stammtheilen sitzenden Laden versorgt (Fig. 1). Der nervöse Apparat, welcher zu den auf der Unterlippe befindlichen Kegeln gehört, erinnert an den, welchen wir bei der Antenne beschrieben haben.

Betrachten wir zunächst die Sinnesorgane der Laden (Fig. 1 und Fig. 9).

Der Nerv tritt in ein Ganglion ein, welches kleine, runde Kerne zeigt. Dieses Ganglion ragt zum Theil in die Lade hinein. Die Zellen liegen in mehr oder weniger deutlichen Längsreihen. Die Zellengrenzen sind nicht deutlich zu sehen. Das Protoplasma,

Digitized by Google

welches zu den Kernen einer Längsreihe gehört, geht als breiter Faden nach vorn zu den Kegeln, tritt in dieselben ein und ragt hin und wieder als feiner Faden aus der oberen Oeffnung des Kegels heraus. Zwischen den Längsreihen bemerkt man einzelne kleine, längliche Kerne, und zahlreiche derartige Kerne findet man zwischen den vom Ganglion ausgehenden Fäden. Aehnliche Kerne zeigen die Nervenstämme, welche an die Sinnesorgane herantreten. Das Ganglion und der Nerv an seiner Eintrittsstelle in dasselbe ist von eigenthümlichen, verhältnissmässig grossen Zellen umhüllt, welche nach ihrem Habitus an die eigenthümlichen grossen Zellen erinnern, welche wir bei den zu den Kegeln der Antenne gehörenden Sinnesorganen beschrieben haben; sie bilden an der Unterlippe nur eine dünne, wahrscheinlich nur eine einschichtige Umhüllungslage. Diese Zellen sind im Habitus so von denen des Ganglions selbst verschieden, dass man nicht wohl annehmen kann, dass dieselben nervöser Natur seien.

Ganz ebenso wie bei Julus ist das besprochene Sinnesorgan bei den übrigen von mir untersuchten oben erwähnten Gattungen gebaut. Bei Sphaerotherium findet sich, wie oben schon geschildert wurde, auf jedem Stammtheile nur eine, durch besondere Grösse ausgezeichnete Lade. Ein Schnitt durch eine solche Lade ist in Fig. 9 dargestellt. Der nervöse Apparat zeigt eine grosse Menge kleiner, in Längsreihen geordneter Ganglienzellen, zwischen welchen ziemlich häufig längliche Kerne gefunden werden. Das Ganglion reicht etwa bis zur Hälfte der Lade, und man findet vor dem Ganglion eine grosse Anzahl länglicher Kerne. Wir sehen in jeden einzelnen Kegel ein Bündel feiner, dicht an einander gelagerter Fibrillen hineintreten, welches mit feiner Spitze aus der Oeffnung des Kegels herausragt.

Der Bau der Ganglien, welche zu den am kappenförmigen Aufsatz vorhandenen Kegeln gehören, ist sehr ähnlich wie der eben beschriebene nervöse Apparat der Laden. Wir wollen zunächst den bei Julus vorgefundenen nervösen Apparat besprechen. Vergleiche Fig. 1 und Fig. 7. Unter dem sogenannten verdünnten Chitinfelde finden wir ein ziemlich voluminöses Ganglion. Der in dasselbe eintretende Nerv ist schon oben erwähnt. Die Ganglienzellen liegen in Längsreihen. Diese Längsreihen verlaufen in der Längsrichtung der Unterlippe und biegen sich nach oben auf, um die auf dem verdünnten Chitinfelde befindlichen

Digitized by Google

Kegel zu erreichen. Zellgrenzen sind in den Längsreihen nicht deutlich zu erkennen, und das Protoplasma jeder Längsreihe setzt sich nach vorne hin bis in die Kegel hinein fort. Die Längsreihen sind getrennt durch feine Membranen, welche sich auf den Längsschnitten als scharfe Linien zeigen und kleine, längliche Kerne enthalten. Letztere liegen besonders reichlich unmittelbar unter der Chitinschicht. Die Membranen setzen sich zwischen den Kegeln an die Chitinschicht an und sind vermuthlich durch langgestreckte Hypodermiszellen gebildet. Einige der zu dem eben besprochenen Ganglion gehörenden Längsreihen wenden sich nicht nach oben, sondern gehen geradeaus nach vorne, um protoplasmatische Fortsätze zu den Kegeln der vorderen Platte des kappenförmigen Aufsatzes zu entsenden. Zwischen diesen Fortsätzen finden wir wieder längliche Kerne. An der Peripherie des Ganglions und hauptsächlich da, wo der Nerv in das Ganglion eintritt, findet man ebensolche grosse, längliche Zellen von eigenthümlichem Habitus und undeutlichen Contouren, wie wir sie auch bei den Ganglien der Laden gefunden haben.

Zusammenfassung und Vergleichung.

Wir wollen schliesslich versuchen, die sämmtlichen Sinnesorgane, welche im Vorigen besprochen sind, zu vergleichen. Bei dem Flusskrebs (Fig. 10) haben wir gesehen, dass der Nerv an eine Gruppe von Sinneszellen herantritt, deren feine Ausläufer sich zu einem Bündel vereinigen und in das sogenannte Geruchshaar hineingehen. Die Gruppe der Sinneszellen selbst, die wir gewöhnlich nach der herkömmlichen Bezeichnung Ganglion genannt haben, und das Bündel der Fasern sind von modificirten Hypodermiszellen umgeben. Die Befunde bei der Wespe müssen genau ebenso aufgefasst werden. Bei den Chilognathen fanden wir, dass sowohl zu den Kegeln auf der Spitze der Antenne, als zu den Zapfen der vorderen Glieder der Antenne, als zu den Kegeln der Unterlippe ein Ganglion gehört, welches mässig grosse Zellen mit runden Kernen besitzt. Der Habitus dieser Kerne ist ähnlich wie derjenige der Sinneszellen des Flusskrebses; ich glaube, dass man diese Zellen als Sinneszellen auffassen muss, und dass die Gruppe dieser Sinneszellen, die wir als Ganglion bezeichnet haben, dem „Ganglion“ der Antenne des Flusskrebses und der Wespe entspricht. Diese Zellen liegen bei den Chilognathen in

Digitized by Google

Längsreihen. Bei den Sinnesorganen des kappenförmigen Aufsatzes und wahrscheinlich auch bei denjenigen der Laden entspricht jede Längsreihe einem Kegel. Also würde hier jede Längsreihe einem „Ganglion" des Flusskrebses entsprechen. Zwischen den Längsreihen und den von denselben ausgehenden Faserbündeln findet man längliche Kerne, welche ich dementsprechend den Hypodermiskernen homolog setze, welche wir beim Flusskrebse am Ganglion und dem Faserstrang bemerkt haben. Bei den Antennen gehört zu jedem Kegel ein Ganglion, welches aus mehreren Längsreihen von Sinneszellen besteht. Diese Zellen sind von Bütschli[1]) ganz richtig als Sinneszellen bezeichnet worden. Zwischen den von den Längsreihen der Sinneszellen ausgehenden Fasern findet man kleine, längliche Kerne, welche dasselbe Aussehen besitzen, wie die zwischen den Längsreihen selbst gelegenen. Diese gehören höchst wahrscheinlich nicht zum nervösen Apparat, sondern zu Stützzellen, welche in ähnlicher Weise wie die an der Unterlippe zwischen den Längsreihen gelegenen Zellen und die am Ganglion des Flusskrebses liegenden, differencirte Hypodermiszellen sind. An den nervösen Apparaten, welche zu den Kegeln der Antenne und denen der Unterlippe gehören, bemerken wir noch grosse Zellen von eigenthümlichem Habitus. Es ist schwer, die wirkliche Natur dieser Zellen festzustellen, aber ich glaube doch wahrscheinlich gemacht zu haben, dass dieselben keine Sinnes- oder Ganglienzellen sind. Nach Sazepin sollen diese Zellen dem von ihm angenommenen hinteren Ganglion der Antenne der Wespe entsprechen. Dieser Homologisirung muss ich aus doppeltem Grunde widersprechen, weil ich erstens die grossen Zellen in der Antenne der Chilognathen nicht für Ganglienzellen halten kann, und weil ich zweitens bei der Wespe nicht zwei, sondern nur ein Ganglion gefunden habe. Ein Analogon dieser grossen Zellen fehlt bei den Ganglien, welche zu den Zapfen der Antenne der Chilognathen gehören, es fehlt sowohl beim Flusskrebs als bei der Wespe.

In die Diskussion der Frage, welche physiologische Bedeutung die besprochenen Sinnesorgane der Antenne und Unterlippe der Chilognathen haben, will ich nicht eintreten. Die Sinnesor-

1) Bütschli, Ueber die nervösen Endorgane an den Fühlern der Chilognathen. Biologisches Centralblatt. Bd. IV. No. 4.


Digitized by Google

gane der Antenne werden von den meisten Autoren für Geruchsorgane erklärt. Die Sinnesorgane der Unterlippe waren keinem der früheren Autoren bekannt; a priori wird man geneigt sein, sie für Geruchs- oder Geschmacksorgane zu halten[1]). Die genaue Kenntniss der anatomischen Verhältnisse, welche ich angestrebt habe, ist die nothwendige Voraussetzung rationeller physiologischer Versuche.

Meine Ansicht über die morphologische Deutung der bei den besprochenen Sinnesorganen gefundenen Zellen möchte ich schliesslich in folgender Hypothese. über deren Herkunft aussprechen. Wir konnten constatiren, dass die Zweige des Antennennerven an die Sinneszellen herantreten, deren feine Ausläufer in das Haargebilde hineingehen und manchmal an der Spitze derselben hervortreten. Es ist mir sehr wahrscheinlich geworden, dass diese Sinneszellen differencirte Zellen der Hypodermis sind, welche aus dem Verbande der übrigen Hypodermiszellen nach innen zu herausrückten. Ich glaube ferner, dass die Stützzellen, deren kleine länglichen Kerne wir manchmal innerhalb des Ganglions zwischen den Fasern der Sinneszellen und zwischen den Längsreihen der Sinneszellen selbst bemerkt haben, ebenfalls modificirte Hypodermiszellen sind; dasselbe gilt auch für die flachen Zellen, welche das Ganglion und das Faserbündel umhüllen. Ich vermuthe, dass die grossen länglichen Zellen der Chilognathen den gleichen Ursprung haben.

Vorstehende Arbeit wurde im zoologischen Institute der Universität Strassburg ausgeführt. Herr Professor Dr. Oscar Schmidt wies mich auf dieses Thema hin und hat mich durch seinen jederzeit freundlichst ertheilten Rath zu grösstem Danke verpflichtet. Ich

1) Bei einem Chilopoden (Scutigera) sind von Haase (Zoologische Beiträge, herausgegeben von Schneider, Bd. I, Heft 2) eigenthümliche gefiederte Chitinborsten auf dem als Zunge bezeichneten vorderen Theil des Hypopharynx beschrieben worden, unter welchen sich eine Ganglienzelle befinde und welche als Geschmacksorgane gedeutet werden. Auch will ich darauf hinweisen, dass bei Insekten von verschiedenen Autoren Geschmacksorgane beschrieben wurden, welche auf der Zunge und an anderen Stellen der Mundwerkzeuge gelegen sind (s. Will, Das Geschmacksorgan der Insekten. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XLII).


Digitized by Google

möchte auch an dieser Stelle Herrn Professor Dr. Carrière und zumal Herrn Privatdocenten Dr. Ziegler für das meiner Arbeit geschenkte Interesse meinen Dank sagen.

Strassburg, den 1. Februar 1886.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XX.

Die Buchstaben haben überall folgende Bedeutung:

ch = Chitin.
gg = Ganglion.
gg_1 = Ganglien, die zu den Zapfen gehören.
grz = die grossen Zellen an den Ganglien der Antenne und der Unterlippe.
gs = Speicheldrüse.
h = Sinneshaar.
hyp = Hypodermis.
k = Kegel.
k_1 = Kegel der Oberwand des kappenförmigen Aufsatzes.
k_2 = Kegel der Vorderwand des kappenförmigen Aufsatzes.
kn' = platte Kerne.
kn" = Kerne der Sinneszellen.
lk = längliche Kerne.
m = Muskulatur.
me = äussere Lade.
mi = innere Lade.
n = Nerv.
nk = Neurilemmkerne.
pg = Pigment.
usg = unteres Schlundganglion.
x = eigenthümliches Sinnesorgan bei Polydesmus complanatus.
z = Zapfen.

Die Zeichnungen sind mit Hülfe des Seibert'schen Zeichenapparates (nach Oberhäuser) entworfen.

Fig. 1. Uebersicht der in dem Gnathochilarium (Unterlippe) gelegenen Ganglien und Nerven von Julus terrestris. Nach einem Flächenschnitt der Unterlippe. Vergr. 100.

Fig. 2. Längsschnitt durch die Antenne von Julus sabulosus. Vergr. 250.

Fig. 3. Längsschnitt durch die Antenne von Glomeris marginata. Vergr. 250.

Fig. 4. Querschnitt durch das siebente Glied der Antenne von Polydesmus complanatus. Vergr. 400.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Antenne von Polydesmus complanatus. Vergr. 400.

Fig. 6. Siebentes, sechstes und ein Theil des fünften Gliedes der Antenne von Polydesmus complanatus. Vergr. 152.
z_1 = Zäpfchen des siebenten Gliedes.
z_2 = Grosse Zapfen des sechsten und fünften Gliedes.
z_3 = Kleinere Zapfen des sechsten und fünften Gliedes.

Digitized by Google

Ausser den gewöhnlichen Haaren findet man einige, welche durch besondere Grösse ausgezeichnet sind.

Fig. 7. Längsschnitt durch einen kappenförmigen Aufsatz einer Zungenplatte von Julus terrestris. Vergr. 400.

Fig. 8. Rechter kappenförmiger Aufsatz von Julus von oben. Vergr. 152.

Fig. 9a. Frontalschnitt durch eine Lade von Sphaerotherium hippocastanum. Vergr. 400.

Fig. 9b. Einige Kegel derselben Lade stärker vergrössert. Vergr. 650.

Fig. 10. Aus einem Längsschnitt der inneren Antenne eines frisch gehäuteten Flusskrebses; ein Sinneshaar mit dem dazu gehörigen Ganglion. Vergr. 260.

Die Vacuolenbildung in den rothen Blutkörperchen unter dem Einfluss von Chlorammonium und anderer Ammoniakverbindungen.

Von

Wl. Nikolsky.

(Aus dem pharmakologischen Laboratorium von Prof. J. Dogiel zu Kasan.)

Mit 1 Holzschnitt.

Meist runde Gebilde von verschiedener Grösse, welche das Licht schwächer brechen, als das Medium, in welches sie eingebettet sind, nennt man in der Histologie Vacuolen. Beim Drehen der Mikrometerschraube verhalten sich diese Gebilde ähnlich kleinen Gasbläschen in einer Flüssigkeit: sie verändern hierbei ihre Conturen. So weit mir bekannt, hat man solche Vacuolen in den Kernen der Segmentationskugeln des Hühnerembryo [1]), in Flimmerepithelzellen [2]), in Ganglienzellen [3]) und in rothen Froschblutkör-

1) Ranvier, Traité technique d'histologie.

2) Hermann, Handbuch der Physiologie, Bd. 1.

3) Archiv f. mikrosk. Anat. IV. p. 60 u. 63.



perchen [1]) beobachtet. Die Bedingungen der Entstehung und Eigenschaften dieser Vacuolen blieben jedoch bisher unbekannt. Nachfolgende Zeilen sollen hierüber Einiges berichten.

Bei meinen Untersuchungen über die Frage, in welchem Verhältniss die Wirkung einiger Stoffe auf den Organismus zu dem chemischen Bau einzelner seiner Theile steht, fand ich Vacuolenbildung in den rothen Blutkörperchen vom Frosch, Hecht, der Taube und der Schildkröte unter dem Einfluss von Chlorammonium und Methyl-, Aethyl-, Propyl-, Butyl- und Amylaminchlorhydrat. Bei Fröschen treten nach subcutanen, toxischen Gaben von Chlorammonium (ca. 0,05—0,08) und der Amine (ca. 0,10—0,25) schon nach 15 Minuten die Vacuolen in den rothen Blutkörperchen auf und zwar zuerst in der Form von feinsten Pünktchen, um hierauf nach einer halben Stunde oder später sich zu ganz runden, hellen Kügelchen umzugestalten (Hartn. System 7. Ocul. 3). Kleinere Dosen bewirken nach einigen Stunden noch grössere Vacuolen (Fig. 1); diese erscheinen am anderen Tage noch grösser und schwach rosafarben (Fig. 2). Zu derselben Zeit gelangen anscheinend eben solche Vacuolen in den Kernen der rothen Blutkörperchen, wie in den farblosen Blutkörperchen zur Beobachtung. Einige Tage nach der Einverleibung von Chlorammonium nehmen die Vacuolen sowohl an Zahl wie an Grösse ab.

Um bei der Taube die Vacuolen zu demonstriren, injicirt man ihr 0,10 Chlorammonium in wässriger Lösung entweder auf einmal, oder in kleineren aber wiederholten Gaben unter die Haut. Nach einer Stunde, auch wohl etwas später, sieht man schon in den rothen Blutkörperchen die Vacuolen; diese vergrössern sich bis zum nächsten Tag, bleiben jedoch viel kleiner als beim Frosch (Fig. 4).

Im Hundeblut bewirkten das Chlorammonium und die Aminsalze keine Vacuolenbildung.

Chlorammoniumlösung wirkt auch in gleichem Sinne auf die rothen Blutkörperchen defibrinirten Blutes vom Frosch, Hecht, der Taube und der Schildkröte, nur sind hierzu bestimmte Mengen der Lösung nothwendig. Stellt man bei gewöhnlicher Zimmertemperatur in eine feuchte Kammer drei Portionen, jede zu 1 ccm, de-

1) Ranvier l. c.

Digitized by Google

fibrinirten Froschblutes und setzt zu der ersten Portion 1 Tropfen, zu der zweiten Portion 2 Tropfen, zu der dritten Portion 6 Tropfen einer wässrigen 10procentigen Chlorammoniumlösung, so hat man in der ersten Portion schon nach einer halben Stunde Vacuolen, in der zweiten Portion sind ihrer noch wenige, in der dritten aber gar keine. Nach einigen Stunden hat die Zahl der Vacuolen in den ersten Portionen noch mehr zugenommen, auch sind sie viel grösser geworden, während die Blutkörperchen der dritten Portion auch jetzt noch keine Vacuolen aufzuweisen haben. Erst am anderen Tage sind die Blutkörperchen aller dreier Portionen stark vacuolenhaltig.

Im Taubenblute treten bei gleicher Versuchsanordnung in der ersten Portion die Vacuolen nach 6—8 Stunden auf. In den anderen Portionen sind auch am anderen Tage noch keine Vacuolen vorhanden, während sie in der ersten Portion sehr deutlich geworden sind.

Unter gleichen Bedingungen erscheinen die Vacuolen auch unter dem Einfluss anderer Ammoniumsalze (des kohlen- und des salpetersauren Ammoniums) und sogar des Aetzammoniaks und von schwacher Salzsäure. Der Harnstoff und die salzsauren Alkalisalze führen keine Vacuolenbildung in den rothen Blutkörperchen herbei. Hieraus ersieht man, dass zur Vacuolenbildung im defibrinirten Blut bestimmte Mengen von Chlorammonium nothwendig sind, weil verhältnissmässig grössere Mengen dieses Salzes keine Vacuolen erzeugt, oder diese viel später auftreten, als unter dem Einfluss kleinerer Quantitäten. Noch mehr, Chlorammonium in grosser Menge bringt die Vacuolen zum Verschwinden. Mischt man ca. 3 Tropfen mit Vacuolen enthaltenden Blutkörperchen mit 1 Tropfen 10procentiger Chlorammoniumlösung, so kann man unter dem Mikroskop beobachten, wie die Vacuolen an Zahl und Grösse abnehmen und schliesslich vollkommen verschwinden, während die Blutkörperchen ein wenig zusammenschrumpfen. Die Vacuolen verschwinden ausserdem unter dem Einfluss von sehr verdünnten Säuren (z. B. der Essigsäure, Salpetersäure, Schwefelsäure etc.). Vermischt man 2 Tropfen defibrinirten Blutes mit Vacuolen enthaltenden Blutkörperchen mit 1 Tropfen $^1/_2$procentiger Essigsäurelösung, so verschwinden die Vacuolen schnell, während die Blutkörperchen etwas anschwellen, wobei sie ihre Form jedoch ziemlich gut beibehalten. Die Verkleinerung und das Verschwinden der Vacuolen kann man auch beobachten, indem man 1 Tropfen

Digitized by Google

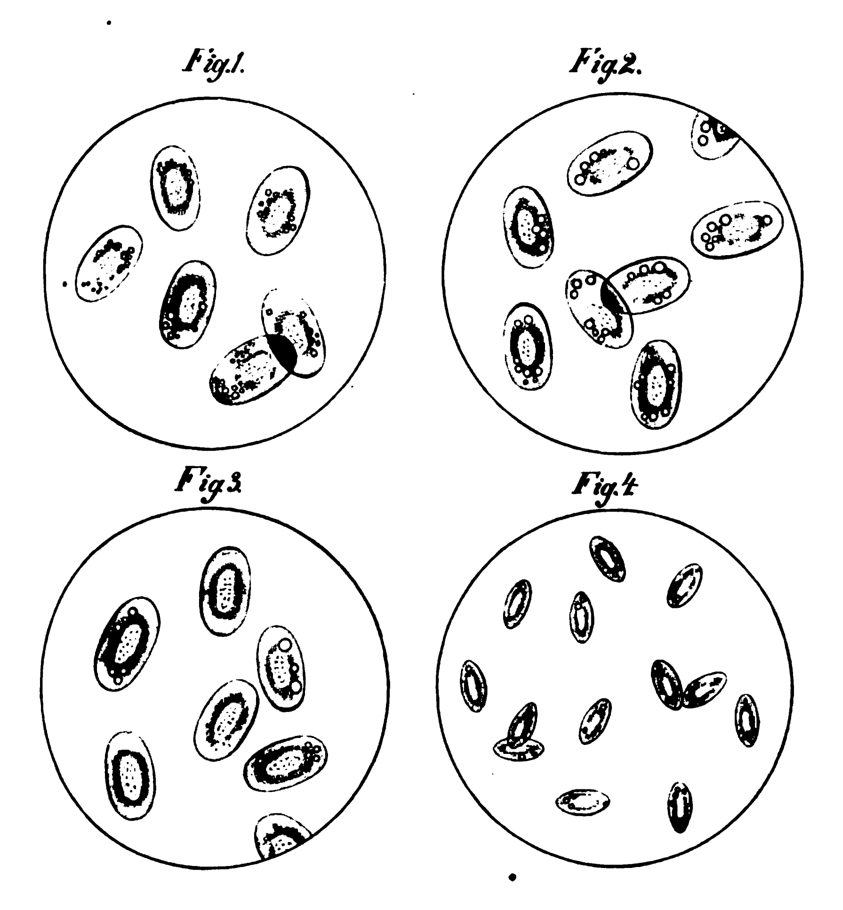
der Chlorammoniumlösung oder der Säure an den Rand des Deckgläschens bringt, unter welchem Vacuolen enthaltende Blutkörperchen sich befinden.

Erwägen wir die von mir mitgetheilten Thatsachen, so kommen wir zu folgenden Schlüssen:

1) Sehr wahrscheinlich ist, dass durch Chorammonium etc. die Vacuolen im Blute aller Thiere mit gekernten, rothen Blutkörperchen entstehen können. 2) Da die Vacuolen nicht allein in Blutkörperchen, sondern auch in Zellen anderer Gewebe, wie z. B. in Epithel- und Nervenzellen, von einigen Autoren beschrieben sind, so liegt die Voraussetzung nahe, dass unter dem Einfluss von Chlorammonium und seiner Abkömmlinge auch in anderen Elementen des Organismus Vacuolen entstehen. 3) Meine Untersuchungen weisen gleichsam darauf hin, als ob die Vacuolen aus Gasbläschen beständen. Das Gas von basischer Natur könnte aus den Substanzen, unter deren Einfluss es entstanden, bestehen: es könnte Ammoniak, oder vielmehr ein Abkömmling des Ammoniaks mit organischen Radicalen sein, da das Ammoniak ja stark auf den Farbstoff der Blutkörperchen einwirkt. Dass die Vacuolen auch unter dem Einfluss von Salzsäure entstehen, spricht nicht gegen eine solche Annahme, weil die Salzsäure vor dem Uebergang ins Blut durch Ammoniak oder seine Abkömmlinge neutralisirt werden dürfte. Für die Gasnatur der Vacuolen spricht auch ihre Verkleinerung und ihr Verschwinden durch grosse Mengen Chlorammonium, wobei die Blutkörperchen zusammenschrumpfen und an Umfang abnehmen. Endlich der Umstand, dass die Vacuolen unter dem Einfluss von Säuren verschwinden, bekräftigt die Annahme der basischen Natur dieser Gasbläschen; die Blutkörperchen nehmen hierbei an Umfang zu.

Jedenfalls müssen die von mir mitgetheilten Thatsachen bei der Bearbeitung der Histologie, Physiologie und Pathologie des Blutes berücksichtigt werden.

Digitized by Google



Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Blutkörperchen eines Frosches 3 Stunden, und

Fig. 2. am anderen Tage nach der Einverleibung von 0,03 Chlorammonium in wässeriger Lösung unter die Rückenhaut.

Fig. 3. Vacuolen im Blutkörperchen des Frosches durch unbekannte Einflüsse.

Fig. 4. Blutkörperchen einer Taube nach subcutaner Injection von 0,10 Chlorammonium in wässeriger Lösung.

(Alle Fig. sind bei Hartn. Syst. 7 und Okul. 3 gezeichnet.)

Digitized by Google

Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen.

V. Mittheilung.

Zur Kenntniss der Nierenorgane.

Von

M. Nussbaum.

Hierzu Tafel XXI—XXIV.

Der Gefässapparat der Froschniere.

Für das Studium der Nierensecretion hat sich die Kenntniss des Gefässapparates der Froschniere von so grosser Bedeutung gezeigt, dass ich die in meinen früheren Untersuchungen angestellten Beobachtungen über diesen Punkt ausführlicher zu veröffentlichen mich veranlasst sehe.

Da selbst die so ausgezeichnete Darstellung in Ecker's Anatomie des Frosches für unsere Zwecke nicht ganz ausreicht, so möge man es aus Gründen der Uebersichtlichkeit verzeihen, wenn an dieser Stelle nicht allein das Fehlende ergänzt, sondern eine Gesammtbeschreibung versucht wird.

1. Die zuführenden Gefässe der Niere.

Die Arterien.

Nach der Vereinigung der beiden Aortenbogen gibt die Aorta communis zuerst die Eingeweidearterie, Arteria intestinalis, ab. Ihr folgen dicht vier bis sechs unpaare Aeste, die sich gabelnd zu dem Urogenitalapparat hinziehen. Der gemeinschaftliche Ursprung der für die beiden Körperhälften bestimmten Gefässe hat zwar auf den ersten Anschein etwas Paradoxes. Man kann aber am erwachsenen Thier nicht bestimmen, ob die Anlage nicht eine symmetrische gewesen sei; da offenbar durch Wachsthumsvorgänge in der Wandung ein primär doppelter Ursprung in einen scheinbar einfachen umgewandelt werden kann. Kurz vor der Gabelung der Aorta com-

Digitized by Google

munis in die beiden Iliacae geht aus ihr die unpaarige Arteria haemorrhoidalis inferior hervor, die sich an der Kloake und der medianen und dorsalen Wand des Uterus verästelt. Diese Arterie ist physiologisch deshalb von grosser Bedeutung, weil sie sowohl mit der Arteria intestinalis als auch mit den Keimdrüsenarterien in anastomotischer Verbindung steht.

Da die Anastomose mit den Ovarialarterien hier am meisten interessirt, so sollen die betreffenden Verhältnisse eingehender beschrieben werden.

Die für den Urogenitalapparat bestimmten Arterien theilen sich alsbald in die für jede Körperhälfte bestimmten Zweige, geben median zwischen den Nieren hindurch und geben an der ventralen Nierenfläche, vom medialen Rande aus, beim Weibchen je eine Ovarialarterie und eine Nierenarterie ab. Beim Männchen werden in gleicher Weise die Hodenarterien gebildet. Die erste der gemeinschaftlichen Urogenitalarterien gibt die Arterie des Fettkörpers ab; die letzte geht ausschliesslich zur Niere. Der Eileiter, der Harnsamengang werden aus den Arterien der Gegend versorgt, in denen sie liegen; in der Höhe der Niere also aus den Urogenitalarterien. Die ventral dicht am medialen Nierenrande gelagerten Nebennieren beziehen ihr Blut ebenfalls aus den Urogenitalarterien.

Die Arterien der Geschlechtsdrüsen liegen in der Peritonealtasche, die, vom Rectum ausgehend, sich über die Eierstöcke oder den Hoden hinweg an die Niere begibt und im weiblichen Geschlecht von da aus noch die Tuben überkleidet. Man findet demgemäss, von dem Mesorectum ausgehend, die Eierstöcke oder Hoden und jenseits der Nieren die Eileiter, an breiten Peritonealduplicaturen aufgehangen, zwischen denen die Blutgefässe verlaufen.

Betrachtet man das Mesovarium etwas aufmerksamer, so zeigen sich, von seiner Basis aufstrebend, 4 bis 5 weissliche Strahlen, die sich dichotomisch theilend und verschmächtigend zum Stroma des Eierstocks hinziehen. Die Strahlen sind hohle Cylinder, aus glatten Muskelfasern zusammengesetzt; sie wurzeln in verschiedener Höhe, die Aorta unterhalb des Abganges der Arteria intestinalis umgreifend, an der Wirbelsäule; auf der linken Seite mächtiger als auf der rechten, und links oft vom 7. Wirbel sich bis gegen den Anfangstheil des Steissbeins hin erstreckend. In die primären Strahlen treten die Arterien des Eierstocks ein, nachdem die Urogenitalarterien sich in Ovarial- und Renalarterien gespalten haben.

Digitized by Google

Die Muskelröhren umhüllen die Arterien bis zu den feinsten Verzweigungen.

Pflüger[1]) sah zuerst Bewegungen am Eierstock, die er auf das Vorhandensein von muskulösen Elementen zurückführte. „Nach der Bewegung zu urtheilen, liegen die muskulösen Elemente hauptsächlich am Hilus ovarii" —, eine Vermuthung, die durch die anatomische Präparation bestätigt wird, wie sie bald nach der Pflüger-schen Entdeckung von Aeby[2]) angestellt wurde.

Hebt man nun den freien Rand des Mesovarium, der vom caudalen Ende des Eierstocks an den Uterus hinzieht, in die Höhe und betrachtet ihn bei durchfallendem Licht, so präsentirt sich die oben erwähnte Anastomose, die von dem unteren Muskelstrahl dicht vor der Basis des Ovarium abgeht und ohne muskulöse Umhüllung gegen das orale Ende des Uterus hinzieht. Man überzeugt sich von der Verbindung der unteren Ovarialarterie und der aus der Arteria haemorrhoidalis inferior entsprungenen Arteria uterina durch die Präparation mit Scheere und Pincette oder durch den pag. 469 beschriebenen Injectionsversuch.

Hat sich die Aorta abdominalis in die beiden Arteriae iliacae gespalten, so gehen auf jeder Seite zuerst aus der Arteria iliaca die Arteria epigastrico-vesicalis hervor. Die Arteria vesicalis versorgt nicht nur die Blase, sondern auch die laterale Hälfte des Uterus, dessen mediane Hälfte, wie oben gezeigt, aus der Arteria haemorrhoidalis inferior gespeist wird.

Die Verbreitung der Arterien in den Nieren ist folgende. Die einzelnen Aeste laufen vom medialen Rande oberflächlich zum lateralen Rande hin, theilen sich dichotomisch und geben auf diesem Lauf kleine Aeste ab, die sich direct in das capillare die Harncanäle umspinnende Netz auflösen. Die grössere Zahl der Aeste passirt jedoch noch zuvor das Wundernetz eines Glomerulus und zwar entspringen, wie namentlich an Silberinjectionen sehr deutlich zu sehen ist, die Vasa afferentia der Glomeruli büschelweise aus den Arterienzweigen. Mir ist bis jetzt bei Rana esculenta kein Präparat zu Gesicht gekommen, wo ein Vas afferens sich noch einmal getheilt hätte, um noch einen anderen, nahe befindlichen Glomerulus mitzuversorgen. Ein mehr dorsalwärts gelegener

---

1) Müller's Archiv. 1859. pag. 30—32.

2) Ebenda pag. 675—676.


Digitized by Google

Knäuel hat ein längeres Vas afferens, das mit den für die mehr ventral gelagerten Glomeruli bestimmten Gefässen in gleicher Höhe aus den Verzweigungen der Nierenarterie entspringt.

Die Vasa afferentia sind ächte Arterien mit muskulöser Wandung und einem leicht nachzuweisenden Endothel. In der lebenden Tritonenniere habe ich rhythmische Contractionen an den Vasa afferentia beobachtet, was natürlich beim Frosch nicht möglich ist.

Das Vas afferens theilt sich beim Eintritt in die Bowman'sche Kapsel in zwei und mehr capillare Zweige, die mehrfach verschlungen zu dem Vas efferens zusammentreten, das in der Nähe des Vas afferens die Bowman'sche Kapsel wieder verlässt.

Das Vas efferens ist eine Capillare und am lebenden Thiere bedeutend enger als das Vas afferens.

Nachdem das Blut den Glomerulus durchströmt hat, fliesst es entweder zur Vena cava inferior direct hin oder vereinigt sich mit den Capillaren der Harncanälchen, die demgemäss aus den Arteriae rectae, den Vasa efferentia und aus einer dritten Quelle gespeist werden, deren Beschreibung hier gleich folgt.

Die Vena portarum renis.

Die vereinigten Venen der hinteren Extremität treten am seitlichen Beckenrande durch eine Lücke der Bauchmuskulatur in die Beckenhöhle ein, um sich alsbald in zwei Aeste zu gabeln, von denen der eine, vom Grunde der Blase aufsteigend, oft auf eine Strecke weit den Obliquus abdominis internus durchbohrend, sich mit dem gleichnamigen Ast der anderen Körperseite vereinigt und als Vena abdominalis anterior in der Mittellinie der vorderen Bauchwand zur Leber hinzieht. In die Vena abdominalis anterior münden der Reihe nach die Blasenvenen und die in kleineren oder grösseren Interstitien quer zur Richtung der Abdominalvene verlaufenden Venen der vorderen Bauchwand ein.

Das nach Abgabe der Wurzel der Vena abdominalis anterior im Becken verbleibende Gefäss zieht parallel zur Wirbelsäule ventral vom Plexus ischiadicus und bedeckt vom Peritoneum aufwärts zur Niere und heisst seit Jacobson die Vena portarum renis.

Wenn die Vena portarum renis das caudale Ende der Niere erreicht hat, lagert sie sich dicht an den lateralen Rand derselben. Der Ureter zieht ventralwärts vor ihr her.

Auf ihrem Laufe entlang der Niere nimmt die Vena portarum

Digitized by Google

renis zwei bis vier Rumpfvenen auf, die das Blut aus der Gegend der Wirbelsäule und der seitlichen Bauchwand sammeln. Unter diesen zeichnet sich eine Vene durch ihre Grösse und die lange, frei verlaufende Strecke ihres Endstückes aus, das etwa in der Mitte des lateralen Nierenrandes über den Ureter sich herumbiegend in die Vena portarum renis einmündet. Die Vene ist von Gruby Vena dorso-lumbalis genannt worden; sie kann auch in einem einzigen Stamme das Blut der obenbezeichneten Gebiete zur Nierenpfortader hinführen.

Von den Eileitern bezieht die Vena portarum renis sieben bis acht Aeste. Die Eileitervenen anastomosiren oralwärts mit den Magen- und Lebervenen, caudalwärts mit den Blasen- und Mastdarmvenen.

Ueber die Natur der Vena portarum renis als einer zuführenden Vene gibt das Mikroskop am lebenden Object directen Aufschluss, wie dies Hüfner[1]) bereits dargethan hat.

Die ersten Verzweigungen der Nierenpfortader liegen auf der dorsalen Seite der Drüse. Vom lateralen Rande her verlaufen oberflächlich die gegen den medialen Rand hin sich verschmächtigenden Zweige, gewöhnlich keilförmige Inseln begrenzend, in denen die Capillaren der angrenzenden Venen die Harncanäle umspinnen. Aus den makroskopisch sichtbaren Verästelungen der Venen gehen an allen Stellen ihres Verlaufs direct die Capillaren hervor: der Uebergang erfolgt demgemäss brüsk und unvermittelt. Die Capillaren der Nierenpfortader senken sich alsdann, dem Verlauf der Harncanäle folgend, zur ventralen Seite der Niere hin, um hier, in grösseren Stämmen wieder vereinigt, zu den Wurzeln der Vena cava inferior zusammenzufliessen.

2. Die ableitenden Gefässe der Niere.

Die Vena cava inferior.

Die Vena cava inferior hat beim Frosch in der Niere ihren Ursprung und sammelt ihre primären paarigen Zuflüsse ventral zwischen beiden Drüsen. Die Arterien liegen dorsalwärts von ihr.

In der Höhe der Niere nimmt die Vena cava inferior weiter die Venen der Geschlechtsdrüsen und des Fettkörpers auf. Beim

---

1) C. G. Hüfner, Zur vergleichenden Anatomie und Physiologie der Harncanälchen. Leipzig 1866. pag. 13, Anmerkung.

Digitized by Google

Weibchen sind Anastomosen der Ovarialvenen mit Eileitervenen am oralen und caudalen Rande des Mesovarium leicht zu constatiren. Die entsprechenden Verbindungen des Gebietes der Vena portarum renis mit dem der Vena cava inferior ohne Dazwischenkunft der Nierencapillaren sind auch beim Männchen vorhanden.

Im Caliber übertrifft die untere Hohlvene die Nierenpfortader um ein Bedeutendes. Auch die Capillaren (vergl. Fig. 1) sind auf der dorsalen Seite enger als ventralwärts, so dass, begünstigt durch die Wirkung der Schwere, das Blut in der natürlichen Lage des Thieres leicht von der Nierenpfortader zur unteren Hohlvene hinfliesst. Bei Injectionen von der Aorta unter niederem Druck füllt sich die Vena cava inferior eher als die Vena portarum renis, so dass auch hierdurch die Abnahme der Widerstände gegen die Vena cava inferior hin bewiesen wird.

Wenn man den Blutlauf in den Venen der unteren Körperhälfte bei den Batrachiern auf das Schema der höheren Wirbelthiere beziehen will, so könnte man die Verhältnisse bei der niederen Thierclasse, speciell beim Frosch, so auffassen, als seien in den Lauf der Vena cava inferior die Capillaren der Niere eingeschoben. Hierbei würde man sich vorstellen, dass der Stamm der Vena portarum renis, wie es bei einer physiologischen Betrachtung des Blutlaufs sich auch ergibt, die wahre Wurzel der Vena cava inferior sei.

Man darf aber nicht vergessen, dass die Niere der Batrachier nur dem Wolff'schen Körper der höheren Thiere gleichzusetzen ist. Was wir bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren bleibende Niere nennen, existirt bei den Batrachiern noch nicht.

Da also die bleibende Niere der Batrachier mit dem Wolff'schen Körper, der Urniere der höheren Wirbelthiere, verglichen werden muss, so ist das Vorkommen einer Vena portarum renis während des Bestehens des Wolff'schen Körpers in den Embryonen der Säugethiere nicht unwahrscheinlich[1]). Geht mit der allmählichen Resorption der Urniere auch der capillare Bezirk zwischen

---

1) Andeutungen hierfür finde ich in den Arbeiten Burow's, Müller's Archiv 1838. pag. 44. — Luschka führt an als Autoren über das Vorkommen einer Vena abdominalis anterior, die ihre Wurzeln aus der Vena iliaca externa und aus der Vena epigastrica empfängt: Menière, Sappey und Schiff, deren Originalarbeiten mir jedoch nicht zugänglich waren. (Luschka, Die Anatomie des Menschen. II. Bd., I. Abth., pag. 239.)

Digitized by Google

Vena portarum renis und Vena cava inferior zu Grunde, so muss ein einfacherer Uebergang des Venenblutes der hinteren Körperhälfte in die Vena cava inferior geschaffen werden. Diese wird als directe Fortsetzung der Gefässe der hinteren Extremitäten und des Beckens imponiren, und wird von der neugebildeten Niere die Venen als seitliche Zuflüsse erst dann erhalten, wenn sie selbst schon als ein stattliches Gefäss an der Lendenwirbelsäule vorbeizieht.

Nach Jacobson[1]) schicken bei den Vögeln die vereinigten Venen der hinteren Extremität in der That nur einen Pfortaderzweig zur Niere, bilden im Uebrigen aber schon den Anfangstheil der Vena cava inferior.

Nach den vorliegenden Untersuchungen über die Entwicklung der bleibenden Niere der Reptilien[2]) scheint es, als ob dieses Organ nicht völlig der bleibenden Vogel- oder Säugethierniere vergleichbar wäre. Die Urniere wird freilich resorbirt und von ihr und dem Wolff'schen Gange werden, wie bei Vögeln und Säugethieren, in den Leib des geschlechtsreifen Thieres nur Vas deferens Epididymis und Paradidymis oder Epoophoron und Paroophoron übernommen. Die bleibende Niere der Reptilien entwickelt sich aber noch nach dem Entwicklungsschema des Wolff'schen Körpers aus gesonderten vom Peritonealepithel gelieferten Anlagen, die sich erst secundär mit einem aus dem Wolff'schen Gange hervorgesprossten Ureter verbinden. Bei Vögeln und Säugethieren[3]) entsteht dagegen die bleibende Niere — das dritte Organ in der Succession der harnbereitenden Drüsen — durch immer weiter gehende Entfaltung des vom Wolff'schen Gange abgeleiteten Ureter.

Da nun Bowman bei Boa constrictor die Verbindung der Nierenpfortader mit dem capillaren Bezirk der Nierenarterien nachgewiesen hat, so wäre es interessant zu wissen, wie sich die Nierenpfortader bei den Vögeln verhielte.

Jedenfalls ist bei dieser Thierclasse die erste Andeutung eines Umschwunges des venösen Blutlaufs in der hinteren Körperhälfte gegeben, da den Reptilien eine eigentliche Vena cava inferior und den Säugethieren die Vena portarum renis fehlt.

---

1) Jacobson, in Isis Jahrgang 1822.

2) Braun, in Arbeiten des zoolog. Instituts zu Würzburg Bd. IV.

3) Vergleiche Kölliker, Entwicklungsgeschichte.

Digitized by Google

Von der Circulation in der Niere.

Die Circulation in der Niere des Frosches wird, wie die aller niederen Wirbelthiere, soweit die Urniere das bleibende Nierenorgan darstellt, durch das Vorhandensein einer Pfortader complicirt.

Der Entdecker des Pfortadersystems der Niere, besser gesagt der Urniere oder des Wolff'schen Körpers, ist Jacobson, wie ich in meiner Arbeit über die Secretion der Niere [1]) mitgetheilt hatte. Da es sowohl vor als nach mir nicht an Autoren gefehlt hat, die theils Swammerdam, theils Bowman diese Entdeckung zuschreiben, so möge man aus der folgenden Darstellung die genaueren Daten zu einem selbstständigen Urtheil geneigtest entnehmen.

Stannius und Gruby berichten, schon Swammerdam habe die Existenz einer Nierenpfortader gekannt. Man findet auf Taf. XXI in Fig. 2 eine Copie der betreffenden Zeichnung des berühmten Holländers. Sowohl diese Figur als der zugehörige Text machen es unwahrscheinlich, dass Swammerdam die Natur der Pfortader der Froschniere gekannt habe. Die Stelle der Biblia naturae T. II, Leydae 1738, pag. 834, auf die man sich zu Gunsten Swammerdam's bezieht, lautet folgendermassen:

„Paullo inferius ex Hepate Vena Mesenterica oritur l: sub quâ Cavae truncus plurimis sese propaginibus quam elegantissime super Renes diffundit m, tandemque in duo divisus Brachia, Ramos constituit Iliacos nn, e quibus Vena Epigastrica quam venustissime prognasci animadvertitur oo. Vena haec secundum Musculos Rectos Abdominis ad Hepar usque retrograditur".

Jacobson [2]) veröffentlichte seine Entdeckung im Auszuge deutsch in Meckel's Archiv vom Jahre 1817 und lateinisch in der Isis vom Jahre 1822, nachdem er zuvor schon der philomatischen Gesellschaft zu Paris und der königlichen Societät der Wissenschaften zu Kopenhagen davon Mittheilung gemacht hatte. Es dürfte sich empfehlen, die diesbezüglichen Stellen aus der Isis hierher zu setzen:

---

1) Pflüger's Archiv, Bd. XVI.

2) Ludwig Jacobson, Ueber eine wichtige Function der Venen. (Auszug aus einer der königlichen Societ. der Wissenschaften zu Kopenhagen im März 1816 vorgelegten Abhandlung.) Deutsches Archiv für Physiologie von J. F. Meckel. Bd. III. 1817. pag. 147 sqq.

Digitized by Google

pag. 114. „Venarum ope, quibus illud componitur systema, sanguis, qui e media vel posteriori corporis parte refluit, non continue venam cavam inferiòrem et deinde cor petit, sed ad renes, vel ad renes et ad hepar deducitur".

„In avibus, reptilibus[1]) et piscibus hoc systema observatum est —".

pag. 116. „Vena cava oritur a venis renalibus propriis s. revehentibus, quae cum venis testium vel ovariorum se conjungunt".

pag. 117. „Exacta disquisitione anatomica et pluribus experimentis in animalibus vivis institutis, nobis persuasum est, illud systema venosum huis vacare muneri ut sanguinem venosum a posteriori vel media corporis parte refluentem ad renes aut ad renes et hepar deducat, et in his organis secretionis functionibus moderetur".

Johannes Müller[2]) hat den Zusammenhang dieses Venensystems mit dem Lymphherzen in der Regio ischiadica nachgewiesen.

Gruby[3]) entdeckte die Einmündung von acht Eileitervenen in dem Stamm der Vena portarum renis. Anastomosen zwischen den Eileitervenen und den Venen des Ovarium, die zur Vena cava ziehen; Anastomosen zwischen der Vena dorso-lumbalis, die in die Vena portarum renis mündet, mit den Venen des Wirbelcanales und der grossen Vena musculo-cutanea, die sich in die Vena axillaris ergiesst, sind von diesem Autor zuerst beschrieben worden.

Von dem Verhalten der Blutgefässe in der Niere von Boa constrictor gab Bowman[4]) eine schematische Darstellung, die insoweit sich über den früheren Stand der Kenntnisse erhebt, als auch die Beziehungen der Arterien zu dem Capillarnetz der Niere berücksichtigt werden. Es dürfte nicht uninteressant sein, zur Feststellung des wahren Verdienstes Bowman's die diesbezügliche Figur zu reproduciren. Man findet sie auf Taf. XXI Fig. 4 copirt. Demgemäss strömt das Blut von der Arterie durch den

1) Unter Reptilien begriff man zu jener Zeit noch Amphibien und Reptilien, wie sich aus Jacobson's Aufzählung der von ihm untersuchten „Genera" Ophidier, Saurier, Chelonier und Batrachier auch ergibt.

2) Müller's Archiv. 1834. pag. 298.

3) Recherches anatomiques sur le système veineux de la Grenouille par le docteur Gruby. Annales des sciences nat. II. Sér. T. 17. 1842. pag. 209 sqq.

4) Bowman, Philosophical Transactions 1842. T. 1. pag. 57 sqq.

Digitized by Google

Glomerulus zur Nierenpfortader und vereint mit dem Inhalt derselben in die Capillaren der Harncanäle, um sich von da aus in die Vena cava inferior (emulgent vein) zu ergiessen.

Bowman beschrieb auch Arteriae rectae, von denen er vermuthet, sie verbänden sich mit den Zweigen der Nierenpfortader. pag. 65: „I have described the renal artery as being spent upon the Malpighian bodies; but in the hilus of the lobe it gives off, as in the higher animals, a few slender twigs to the coats of the excretory ducts and of the larger vessels. The capillaries of these twigs are easily seen, and, in all probability, discharge themselves into the branches of the portal vein.“

Im Verlauf meiner eigenen Untersuchungen gelang es mir sodann, an Batrachiern (Tritonen) den Blutlauf in der lebenden Niere zu beobachten. Der Vollständigkeit halber gebe ich auf Tafel XXI die nach dem Leben entworfenen Figuren von Tafel XIII des XVII. Bds. des Pflüger'schen Archivs in verkleinertem Maassstabe wieder.

Bei den Tritonen geht der arterielle Blutstrom

1) durch den Glomerulus in das Capillarnetz der Vena portarum renis und von da zur Vena cava inferior (Fig. 5),

2) durch den Glomerulus in einen Zweig der Vena cava inferior und durch eine Arteria recta in das Capillarnetz der Vena portarum renis (Fig. 6),

3) durch den Glomerulus und durch eine Arteria recta in das Capillarnetz der Vena portarum renis (Fig. 7).

Bei Rana esculenta lassen sich die Fälle 1 und 3 durch künstliche Injection nachweisen.

Es mischt sich demgemäss im capillaren Bezirk der Niere das Blut der Arteriae renales und der Vena portarum renis.

Den Nieren wird aber arterielles Blut nicht allein aus den Arteriae renales zugeführt; da die Anastomosen zwischen Ovarialarterien und der Arteria haemorrhoidalis inferior einen Collateralkreislauf unterhalten können, der dann namentlich functioniren und von den Ovarialarterien aus den Nierenarterien arterielles Blut zuführen wird, wenn die Urogenitalarterien dicht an ihren Ursprüngen aus der Aorta unterbunden sind.

Die Beobachtungen an der lebenden Tritonenniere, die Untersuchungen Ludwig's an Säugethiernieren, völliger Verschluss der Nierenarterien und Selbstinjection des lebenden Thieres mit Farb-

Digitized by Google

stoffen, zahlreiche von mir ausgeführte künstliche Injectionen von einer Schenkelvene (Vena ischiadica) aufwärts lehren, dass die Glomeruli nicht rückläufig gefüllt werden können.

Was den venösen Zufluss aus der Nierenpfortader betrifft, so deuten die zahlreichen Anastomosen zwischen dem Bezirk der Venae cavae sowohl der oberen als der unteren Körperhälfte und dem Bereich der Nierenpfortader darauf hin, dass zu verschiedenen Zeiten eine verschieden grosse Menge venösen Blutes zur Niere abfliesse, wie auch durch die Variirung der Widerstände in den Arteriae rectae und in den Glomeruli der Zufluss zu den verschiedenen arteriellen Territorien der Niere verändert werden kann.

Vom Bau der Malpighi'schen Körperchen und ihrer Verbindung mit dem Hodennetz.

Die Malpighi'schen Körperchen bestehen aus der Bowman'schen Kapsel und dem Glomerulus.

Die Bowman'sche Kapsel setzt sich in den Hals des zugehörigen Harnkanälchens fort. An gewissen Stellen der Niere — ♂ von Rana esculenta — senkt sich in die Kapsel gegenüber dem Halse des Harnkanälchens ein Zweig der ausführenden Hodenkanäle ein.

Der Glomerulus als Ganzes ist contractil, wie man namentlich an der lebenden Tritonenniere und zwar am besten an den isolirten oralen Kanälchen des Geschlechtstheiles derselben sehen kann. Wird der Zufluss aus der Arterie geringer, so zieht sich der Glomerulus als Ganzes gegen die Eintrittstelle des Vas afferens zurück und wogt wieder vor in der Richtung des Harnkanälchenhalses, wenn eine neue Welle Blutes in ihn eintritt. An gehärteten und entbluteten Nieren contrahirt sich der Glomerulus stets stärker als die Kapsel und liegt als geschrumpftes, fast unkenntliches Klümpchen dem Nabel des Malpighi'schen Körperchens (Ein- und Austrittstelle der Gefässe) an.

Was die Histologie des Glomerulus anlangt, so ist er von der epithelialen Zellenlage umscheidet, die auch die Bowman'sche Kapsel auskleidet und von da in die wimpernden Zellen des Harnkanälchenhalses übergeht.

Gerlach[1]) behauptete wohl zuerst, dass der Glomerulus nicht nackt in der Bowman'schen Kapsel liege. Ihm schlossen

1) Müller's Archiv. 1845.

Digitized by Google

sich Carus[1]) und Kölliker[2]) an. Die Epithelzellen umhüllen, zu einer continuirlichen Haut zusammengefügt, den Glomerulus und dringen zwischen die einzelnen Schlingen desselben ein.

Untersucht man einen Glomerulus vom entbluteten Thier frisch, so ist der Contour der Gefässhaut und der des epithelialen Ueberzuges wie gesägt. Ueber die Oberfläche laufen meist quergestellte Streifen. Dies scheint daher zu kommen, dass die Theile sich der Länge nach contrahirt haben und nun in kleinen Querfalten zusammengeschoben sind. Setzt man Wasser zu, so blähen sich die Epithelzellen, und die äussere Querstrichelung schwindet.

Heidenhain[3]) hat bei den Nieren der Säugethiere und des Frosches die Kapselepithelien der Malpighi'schen Körperchen dargestellt und die wichtige Thatsache hervorgehoben, dass in allen optischen Querschnitten des Gefässknäuels sich Kerne finden, die zu den schwer nachweisbaren Zellen des epithelialen Ueberzuges des Knäuels gehören und von den Capillarkernen verschieden sind. „Es scheint den Verhältnissen am besten zu entsprechen, wenn man annimmt, dass der Gefässknäuel, indem er in die Kapsel vordringt, nicht bloss einen Ueberzug an seiner Oberfläche von dem Epithel derselben erhält, wie ihn Schweigger-Seidel[4]) und von Seng[5]) abgebildet haben, sondern dass auch Epithel-Elemente zwischen die Gefässe hineinwuchern“ (l. c. pag. 4).

An der Froschniere constatirt Drasch[6]) (pag. 85 l. c.) das diffuse Vorkommen von verschieden grossen Knäuelformen; das Vorhandensein von zweierlei Kernen, von denen die einen der Gefässwand, die anderen grösseren der Hülle des Knäuels angehören. Bei Untersuchung in Wasser konnte Drasch die Mosaik

1) Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. 1850. pag. 58.

2) Mikroskop. Anatomie. Bd. II. 2. Hälfte. Leipzig 1854. pag. 353 sqq. Auf pag. 376 desselben Bandes ist eine Uebersicht der Literatur bis zum Jahre 1852 gegeben.

3) Dieses Archiv. Bd. X. pag. 1 sqq. In dem Capitel: Physiologie der Absonderung des Hermann'schen Handbuches der Physiologie, bearbeitet von R. Heidenhain, pag. 297 findet sich eine Zusammenstellung der neueren Literatur.

4) Schweigger-Seidel, Die Nieren u. s. f. Halle 1865.

5) Sitzungsber. d. Wiener Acad. d. Wissensch. Bd. LXIV. 13. April 1871.

6) Sitzungsber. d. k. k. Acad. d. Wissensch. zu Wien. 1877. Bd. LXXVI. Abth. 3. Heft 1—5. pag. 79 sqq.

Digitized by Google

der Zellen, welche die Hülle des Glomerulus zusammensetzen, erkennen. Der Uebergang des Kapselepithels auf das Epithel des Glomerulus in der Gegend des Vas afferens ist direct beobachtet worden und ebenso die Lagerung der Kerne, wie ich nach eigner Erfahrung bestätigen kann, richtig beschrieben.

pag. 100: „— dass die ovalen Kerne des Kapselepithels, sowie sie sich in dem Gefässe nähern, schmäler werden, aneinander rücken und schliesslich quergelagert auf dem Gefässe sich befinden."

Eine Endothelzeichnung hat Drasch nicht beobachtet.

Die von Drasch benutzte Methode, den Glomerulus in Wasser zu untersuchen, zeigt sich überall da von Erfolg, wo es sich um die Auffindung von Zellgrenzen stark abgeplatteter Epithelien handelt. Man kann durch Wasserzusatz wohl am schönsten die Follikelepithelien der Fisch- und Amphibieneier demonstriren. Das Peritonealepithel imbibirt sich nach Wasserzusatz ebenfalls so stark, dass seine Grenzen deutlich werden. Freilich muss man den richtigen Zeitpunkt der grössten Deutlichkeit genau treffen, da nach einiger Zeit die Zellen platzen. Man wird also am besten den Ablauf der Imbibition continuirlich vom Moment des Wasserzusatzes an beobachten.

Durch Injection von 0,5 % Silberlösung, deren Methodik unten besprochen werden soll, kann man eine Endothelzeichnung in den Schlingen des Glomerulus hervorrufen. Kerne in der Capillarwand des Glomerulus waren schon früher bekannt und sind beim Frosch leicht nachzuweisen, da sie in das Lumen der Gefässe hinein vorspringen, was auf Querschnitten des Gefässlumen namentlich deutlich hervortritt.

Der Glomerulus hat demgemäss eine aus abgeplatteten kernhaltigen Zellen zusammengesetzte Gefässwand, die aussen von einer aus epithelialen Zellen zusammengesetzten Hülle bekleidet ist. Die Gefässwand geht in das Endothel der zu- und abführenden Gefässe über, der epitheliale Ueberzug in das Epithel der Bowman'schen Kapsel.

Das Gesagte gilt im Allgemeinen für Rana esculenta wie für Rana platyrrhinus, aber die typische Verschiedenheit des Wasser- und Landfrosches verläugnet sich auch nicht im Aufbau der Niere, und die Vernachlässigung einer genauen Angabe, welche Species von dem betreffenden Autor zu den Untersuchungen benutzt wurde,

Digitized by Google

ist die Ursache geworden, dass der Eine nicht wieder finden konnte, was sein Vorgänger beschrieben hatte.

Nach Hyrtl[1]) liegen bei Urodelen und Anuren die Malpighi'schen Körperchen nur an der ventralen Seite der Niere, und zwar in einer oberflächlichen und tiefliegenden Schichte. Sie seien die absolut grössten unter allen Thieren, bei Menopoma grösser als bei Elephas, bei Triton und Pleurodeles grösser als beim Pferd.

„Die Frosch- und Krötenniere besitzt zweierlei Knäule, — grosse und kleine. Die kleineren lagern nur an der hinteren Hälfte des äusseren Randes. Dieser Ort ist vom Hauptstamm der Nierenarterie am weitesten entfernt."

Roth[2]) lässt die Malpighi'schen Körperchen in der Froschniere „nicht auf die Peripherie beschränkt, sondern gleichmässig durch das ganze Organ vertheilt sein" (pag. 10). Ausserdem findet Roth „die Malpighi'schen Kapseln bedeutend kleiner als bei den Säugethieren" (p. 13).

Hüfner[3]) endlich weist den „Kapseln vorzugsweise auf der ventralen, sowie auf der inneren der Wirbelsäule zugekehrten Seite" ihre Lage an.

Es unterliegt nun keinem Zweifel, dass Hyrtl und Hüfner ihren Beschreibungen die Rana esculenta und Roth die Rana platyrrhinus zu Grunde gelegt haben, wie sich das aus verschiedenen Einzelheiten der Darstellung ergibt.

Bei Rana esculenta liegen die Malpighi'schen Körperchen meist in einem flachgerundeten Bogen nahe der ventralen Fläche der Niere. Am lateralen Rande kommen auch dicht unter dem Peritoneum ohne Ueberlagerung der sogenannten vierten stäbchentragenden Abschnitte der Niere (vergl. Tafel XXIII Fig. 28) vereinzelte Malpighi'sche Körperchen vor, die dann mit blossem Auge schon oder mit der Loupe an der unverletzten Niere erkannt werden können (vergl. Tafel XXIII Fig. 21). Wo die Kerben am medialen Rande eine Verwachsung von Drüsenlappen andeuten, liegen scheinbar die Glomeruli unregelmässig zerstreut. Man sieht aber wie

1) J. Hyrtl, Sitzungber. d. k. k. Acad. d. Wissensch. zu Wien. 1863. Math. naturw. Cl. Bd. XLVII. 1. u. 2. Abth. pag. 146.

2) M. Roth, Untersuchungen über die Drüsensubstanz der Niere. Baseler Inauguraldissertation. Bern 1864.

3) C. G. Hüfner, Zur vergleichenden Anatomie und Physiologie der Harncanälchen. Leipzig 1866.

Digitized by Google

zu den tieferen ein besonderer Arterienast mitten durch die Nierensubstanz hindurchzieht, der vor der Verwachsung der Theile ebenfalls an der Oberfläche gelegen haben muss und von den übergeschobenen Harnkanälchen des anderen Lappens erst secundär in das Innere der Niere verlagert wurde.

Der längste Durchmesser der Bowman'schen Kapseln ist der dorso-ventrale und die grösste Ausdehnung ihrer Epithelzellen liegt in der Längsaxe der Niere, also senkrecht auf den grössten Durchmesser der Kapsel (vergl. Tafel XXII Fig. 9).

Die Angabe Hyrtl's von der Grössenabnahme der am lateralen Rande des caudalen Nierenendes gelegenen Malpighi'schen Körperchen trifft für Rana esculenta zu.

Die Glomeruli der Rana esculenta sind grösser als die der Rana platyrrhinus, bei welcher Species die Glomeruli entsprechend der Darstellung Roth's durch das ganze Organ gleichmässig, also nicht vorwiegend an der ventralen Fläche, vertheilt sind. Es kommen auf jeden dorso-ventralen Schnitt nicht nur eine grössere Reihe von Malpighi'schen Körperchen mit einigen gegen die Oberfläche verschobenen; sondern die Malpighi'schen Körperchen sind in drei bis vier unregelmässigen Reihen geordnet. Damit wäre die Angelegenheit von der Lagerung der Glomeruli erledigt.

Gelegentlich der Betrachtung des feineren Baues der Glomeruli möchte ich noch auf einen Punkt zurückkommen, der ebenfalls zu einer Controverse geführt hat durch einseitige Berücksichtigung einer Species, ohne dass diese aber von allen Autoren namentlich characterisirt worden wäre.

Es handelt sich um die Verbindung der samenbereitenden und der samenableitenden Wege beim Frosch.

Historische Notizen über diesen Gegenstand finden sich bei Spengel: „Das Urogenitalsystem der Amphibien" pag. 102 sq.

Spengel[1]) selbst bildet die Verhältnisse bei Rana temporaria ab (platyrrhinus oder oxyrrhinus?) und befindet sich in vollkommener Uebereinstimmung mit Heidenhain[2]), in dessen Abhandlung vom Frosch schlechthin die Rede ist. Heidenhain resumirt:

pag. 25: „Wie dem auch sei, so ist es für mich ganz sicher,

1) Arbeiten aus dem zoolog.-zoot. Institut in Würzburg. Bd. III. 1876 bis 1877. Tafel IV, Figg. 11 u. 13.

2) Dieses Archiv Bd. X. 1874.

Digitized by Google

dass in dem zweifellos den Harn bereitenden Theile der Niere von einer Verbindung der Malpighi'schen Kapseln mit den Samenwegen nicht die Rede ist; sie findet erst in den grossen Ausflussröhren des Harnes statt."

Meine eignen Beobachtungen [1]) hatten zu einem anderen Resultate geführt, da es mir gelungen war, an den Männchen der Berliner Rana esculenta die Einmündung des Hodennetzes in ächte Malpighi'sche Körperchen nachzuweisen.

Nachdem ich im Jahre 1880 den Zusammenhang des Hodennetzes mit den Bowman'schen Kapseln der Niere von Rana esculenta berolinensis durch eine Abbildung illustrirt hatte, hat Heidenhain noch im Jahre 1883 [2]) seine Bedenken gegen die Richtigkeit meiner Beobachtungen nicht unterdrücken können, wie mir das von dieser Seite nicht ganz selten zugestossen ist.

Ich bin aber auch diesmal in der angenehmen Lage, diese Bedenken zu heben. Die Sache verhält sich einfach so, dass Heidenhain und Spengel für Rana temporaria und ich für Rana esculenta Recht behalten; dass ich wie auch früher gelegentlich durch fortgesetzte Untersuchungen den Sachverhalt aufkläre und den Beobachtungen Anderer gerechter werde, als es den meinigen in den meisten Fällen von den Gelehrten des Breslauer physiologischen Instituts zu Theil wurde.

Vor mir hatte Hyrtl beim „Frosch" schon den Zusammenhang von Malpighi'schen Körperchen mit dem Hodennetz behauptet. Wie wir jetzt wissen, kann Hyrtl nur Rana esculenta untersucht haben. Die übrigen Angaben über den Nierenbau, namentlich die Vertheilung der Glomeruli, bestätigen diese Annahme.

Spengel hat Rana temporaria untersucht und Heidenhain muss an demselben Object die Verbindungen des Hodens mit der Niere studirt haben.

So verschieden also bei den Froschspecies die Samenfäden selbst sind, so verschieden sind auch ihre Strassen, die sie vom Hoden zum Ureter zurücklegen. Und wie das Landleben des

1) Sitzungsberichte d. Niederrh. Ges. 19. Nov. 1877. D. Arch. 1880. Bd. XVIII. Tafel IV, Fig. 92.

2) Handbuch der Physiologie von L. Hermann. Bd. V. Theil I. pag. 290. Heidenhain citirt freilich nur meine erste ohne Abbildungen publicirte Mittheilung. Aber auch diese lässt in ihrer Fassung keinen Zweifel, dass es sich um eine positive Beobachtung bei Rana esculenta handelt.


Digitized by Google

braunen Frosches, die Form der Samenfäden auf höhere Entwicklung hindeuten, da nach den Untersuchungen von v. la Valette St. George die Samenfäden der Rana temporaria im Laufe der Entwicklung der definitiven Form der Samenfäden von Rana esculenta ähnlich sind (vgl. Fig. 20 auf Taf. 34 des XII. Bds. d. Arch.), so zeigt auch das Zugrundegehen des Glomerulus in den primär harnbereitenden Samenwegen der Niere bei Rana temporaria (ich habe nur Rana platyrrhinus untersucht), dass diese Species eine weit höhere Stufe der Entwicklung erreicht hat, als Rana esculenta. Denn zuerst sind die samenableitenden Wege in den Urnieren oder den Wolff'schen Körpern aller Wirbelthiere ächte Harnkanälchen, deren Glomerulus und functionirendes Epithel im Laufe der individuellen Entwicklung mehr und mehr schwindet, bis schliesslich nur ein Nebenhoden zurückbleibt, wie er vor der Erforschung der Entwicklungsgeschichte des Urogenitalsystems den Anatomen bei höheren Wirbelthieren bekannt war.

Meinen früheren Beobachtungen über diese Verhältnisse habe ich noch hinzuzufügen, dass die Verbindungen des Hodennetzes mit den Harnkanälchen auch beim grossen ungarischen Wasserfrosch nur im oralen Drittel der Niere sich finden, und dass, wie Fig. 8 auf Taf. XXI erläutert, gewöhnlich mehrere Malpighi'sche Körperchen dicht beieinander gelagert durch Verlängerungen des Bowman'schen Kapselraumes mit dem Bidder'schen Längscanal und weiterhin mit dem Hodennetz und den Samenkanälchen in offner Verbindung stehen.

In demselben dorso-ventralen Schnitt des oralen Nierenendes (etwa das erste Drittel der ganzen Niere zeigt dasselbe) fanden sich noch mehrere ähnliche Stellen, in denen in continuo die Samenfäden, von den Verzweigungen der abführenden Canäle des Hodens durch die mit Glomerulus versehenen Malpighi'schen Körperchen bis in die Harncanäle hinein, als eine das Lumen dicht ausfüllende Masse zu verfolgen waren. Von dem mittleren Drittel bis gegen das Schwanzende der Niere findet man dergleichen nicht mehr. Die Niere des ungarischen und Berliner Wasserfrosches zeigt also ähnlich wie die Niere der Coecilien, der Bufonen, der Tritonen und Salamander den primitiven Zustand der Verbindung des Hodens mit den Harncanälchen, indem bei der Entstehung und Ausbildung des Hodennetzes in den betreffenden Bowman'schen Kapseln der Urniere die Glomeruli erhalten bleiben, während diese bei der nah verwandten Rana platyrrhinus zu Grunde gehen.

Digitized by Google

Nach meinen Beobachtungen secernirt[1]) auch der orale Theil der Niere, die sogenannte Geschlechtsniere der Tritonen und auch bei Rana esculenta war bei den von mir untersuchten Exemplaren der histologische Character der Harncanäle, von denen aus das Hodennetz entsteht, in keiner Weise alterirt. In den betreffenden samenableitenden Harncanälen wurden alle für die übrige Niere typischen Zellenformen aufgefunden. Der Geschlechtsniere von Salamandra maculata fehlen dafür nach meinen Beobachtungen die secretorischen Epithelien zwar, aber nicht die Glomeruli.

Es können aber auch Fälle vorkommen, wo individuell das secretorische Epithel in der Geschlechtsniere auch bei Tritonen zu Grunde geht, wie dies von Heidenhain[2]) beschrieben wurde.

Die Tendenz aber, bei höheren Thieren ausgesprochen und auch schon bei Rana fusca deutlich, die mit dem Hodennetz in Verbindung stehenden Harncanäle zu Nebenhodenröhrchen umzuwandeln, d. h. an die Stelle eines functionellen Epithels ein Epithel von Ausführungsgängen treten zu lassen, mag immerhin in vereinzelten Individuen auch niederer Ordnungen schon hervortreten.

Entwicklung der Malpighi'schen Körperchen und Secretion der Vorniere.

Die Entwicklungsgeschichte des Zwillingsglomerulus der Vorniere bei den Teleostiern scheint am geeignetesten zu sein, die definitive Gestalt des Glomerulus und die zwischen die einzelnen Capillarschlingen eindringende epitheliale Umhüllung verständlich zu machen, weshalb ich mir erlaube, aus meinen früheren Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Forelle hier einige Daten im Anschluss an den im Jahre 1878 in der Niederrheinischen Gesellschaft zu Bonn (Sitzung vom 20. Mai) gehaltenen Vortrag zu geben.

Die Beobachtungen sind vom Winter 1877/78 bis 1882/83 jährlich an lebenden aus dem Ei herauspräparirten und an Schnittserien gehärteter Forellenembryonen angestellt worden.

Das Material verdanke ich der Güte des Herrn von la Va-

1) Nicht veröffentlichte Versuchsprotokolle aus dem Jahre 1877 über die Secretion von indigschwefelsaurem Natron in der Niere von Triton taeniatus und cristatus.

2) Dieses Archiv 1874.

Digitized by Google

lette St. George, dem ich für das stets mir in reichem Maasse bezeugte Wohlwollen zu tiefstem Danke verpflichtet bin. Die Eier wurden in einer nicht weit von Bonn entlegenen Brutanstalt befruchtet und spätestens am folgenden Tage im Aquarium des anatomischen Instituts bei einer Temperatur von 3—5° C. in die Bruttröge gebracht und in strömendem Wasserleitungswasser erbrütet.

Da der Bau des Glomerulus ohne die Berücksichtigung des Wolff'schen Ganges unverständlich bleiben müsste, und sich ausserdem durch die verschiedene Art der Secretion vor und nach dem Auftreten des Glomerulus ein zwingender Beweis für die Bowman'sche Theorie erbringen lässt; die Secretion des Glomerulus aber weiterhin auch noch für das Zustandekommen des Durchbruchs der vereinigten Wolff'schen Gänge am untern Ende der Bauchhöhle von Belang ist, so wird man auf den Zustand der Wolff'schen Gänge vor dem Auftreten des Glomerulus gebührende Rücksicht zu nehmen haben.

Die Wolff'schen Gänge verlaufen bei 6 mm langen Embryonen dorsal vom Darm als zwei grade, nach dem Schwanze zu sicher geschlossene Röhren. Das Epithel der Wolff'schen Gänge ist ein gleichmässig cubisches, das erst später sich in einen secernirenden vorderen und einen ausführenden hinteren Theil sondert. Aus dem caudalwärts gelegenen Theil, der den ursprünglichen Belag undifferenzirter Zellen beibehält, sprossen Hohlknospen hervor, die sich mit den erst später auftretenden vom Peritoneum abgeschnürten Zellhaufen verbinden und die bleibende Beckenniere der Teleostier bilden.

Der oralwärts gewandte Theil der Wolff'schen Gänge windet sich und strebt von den Seiten her der Mittellinie zu, umgreift mit seinem vorderen jetzt ebenfalls ganz sicher geschlossenen Ende je eine Ausstülpung der Aorta so, dass das vorher vorn abgerundete Canalstück einem Doppelbecher ähnlich wird, in dessen centraler Höhlung die aus der Aorta hervorgesprosste Anlage des Glomerulus ruht. Cubische Zellen, die sich continuirlich in die Zellen des vorderen gewundenen Endes des Wolff'schen Ganges fortsetzen, tapeziren die periphere Lichtung des Doppelbechers. Diese wird man von nun an den Kapselraum des Malpighi'schen Körperchens der Vorniere nennen müssen, die innere Epithellage das Epithel des Glomerulus und die äussere Zellschicht das Epithel der Bowman'schen Kapsel.

Digitized by Google

Zur Zeit des Auftretens des Glomerulus messen die Embryonen 7 mm und sind etwa 5 Wochen alt. Die Circulation ist an lebenden, unversehrt aus dem Ei präparirten Embryonen gut zu verfolgen; das Blut, noch farblos, wird durch die ventral von der Chorda dorsalis gelegene Aorta in den Rumpf eingepumpt und von zwei Venen zurückgeführt. Die eine Vene liegt ventral vor der Aorta, die andere ventral vom Darm, der um diese Zeit noch die Bauchdecken nicht mit seinem analen Ende durchbrochen hat.

Die weitere Entwicklung des Glomerulus geht nun so vor sich, dass von der halbkreisförmig begrenzten Peripherie immer tiefer gehende Buchten in den primär einfachen Sack einschneiden. Es muss ein Ineinandergreifen der Wachsthumsvorgänge der beiden Theile, der Aorta und des Wolff'schen Ganges, vorliegen; da das Epithel den Einschnitten des Glomerulus beständig folgt, bis schliesslich das vielfach gewundene und in allen Windungen von Epithel bekleidete Wundernetz fertig gestellt ist.

Aorta und ihre Ausstülpung, die primäre Anlage des Glomerulus, bestehen aus einer einfachen Haut, deren Kerne man in das Lumen vorspringen sieht. Die Aorta umgibt sich später mit den anderen Gefässhäuten; die Schlingen des Glomerulus behalten in ihrer epithelialen vom Wolff'schen Gange gelieferten Umhüllung den ursprünglichen Bau, der die Capillaren des ausgebildeten Gefässsystems von Arterien und Venen unterscheidet. Bei meinen Untersuchungen habe ich folgenden Punkt nicht befriedigend genug aufklären können. Der Wolff'sche Gang ist von einer kernhaltigen Membrana propria umgeben, und die Gegend des vorderen Endes in ein späterhin mächtig ausgebildetes Polster adenoiden Gewebes[1]) eingelassen. Man sollte also vermuthen, es müsse sich zwischen das Epithel des Glomerulus und seine Capillarwand mindestens eine von der Membrana propria des Wolff'schen Ganges gelieferte Lage bindegewebiger Zellen finden. An den Schnitten durch diese Gegend ist es aber nicht möglich, etwas Aehnliches zu entdecken. Die Wandungen des Glomerulus sind stets nur zweischichtig, innen von den Zellen des Blutschlauches, aussen von den Epithelien des Harncanälchens gebildet. Da es sich aber

1) Dies war schon Rosenberg bekannt. Leber und Niere der niederen Wirbelthiere zeigen ähnliche Verhältnisse. In der Leber der Urodelen umgibt ein Mantel adenoider Substanz das ganze Organ.

Digitized by Google

um entwicklungsgeschichtliche Vorgänge an zelligen Gebilden handelt, so kann es mit Rücksicht auf anderweitig beobachtete Resorptionsvorgänge oder im Hinblick auf die Beweglichkeit embryonaler Zellen wohl geboten sein, die theoretische Construction der Bildung nicht an starr und unveränderlich gegebene, sondern an mehr fluxionäre Linien anzuschliessen, und in Uebereinstimmung mit den aus der Erfahrung gewonnenen Thatsachen vom Wolff'schen Gange nur das Epithel zum Aufbau des Glomerulus heranzuziehen. Man sieht nämlich an dem Glomerulus, wie er in Figg. 15 u. 16 auf Tafel XXII abgebildet ist, von der Peripherie der mit Blut gefüllten Aorta einen scharfen Contour in den Sack des Glomerulus übergehen und diese bestimmte Linie nach dem Lumen des Sackes mit deutlich vorspringenden Kernen, nach dem Kapselraum zu mit cubischen Epithelien besetzt.

Es wäre aber auch möglich, dass mir bis jetzt die allerersten Entwicklungsstadien des Glomerulus entgangen wären, und dass der Glomerulus, wie Götte[1]) und Fürbringer[2]) von Batrachiern berichteten, sich erst secundär mit der Aorta in Verbindung setzte. Dann würde aber die Verdrängung und Resorption der Theile nur von einem Ende an das andere verlegt sein. Ausserdem spricht die ganze Lagerung, die active Wanderung der Wolff'schen Gänge nach der Mittellinie gegen die Aorta hin dafür, dass hier ein Vorgang sich abspiele, wie er am besten von den Einstülpungs- und Umwachsungserscheinungen am Auge bekannt ist.

A. Rosenberg hat in seiner vortrefflichen Untersuchung über die Entwicklung der Teleostierniere beim Aufbau des Glomerulus in der Vorniere von Hechtembryonen die activen Vorgänge in die Aorta verlegt und lässt es nur unentschieden, ob die primäre Anlage eine Wandverdickung der Aorta oder ein hohler Spross sei, der sich in das blinde Harncanälchenende einstülpe und „an seiner ganzen Oberfläche mit einer continuirlichen Schicht kleiner würfliger Zellen, in denen man die Kerne nicht deutlich erkennt, überkleidet ist und dass dieser Zellenübergang continuirlich in die Epiheliallage des den Glomerulus in seiner Lichtung beherbergenden Wolff'schen Ganges übergeht“ (l. c. pag. 49).

Der wörtlich angeführten Beschreibung Rosenberg's wäre

1) Entwicklung der Unke.

2) Morphologisches Jahrbuch IV, pag. 1 sqq.

Digitized by Google

wohl kaum Etwas hinzuzufügen, wenn nicht etwa die mit Hülfe neuerer Methoden leicht zu führende Berichtigung, dass man die Kerne auch im Epithel des Glomerulus erkennen kann.

Bevor noch der Glomerulus gebildet war, sind die Wolff'schen Gänge mit Krystallen harnsaurer Salze angefüllt. Secernirt werden diese Substanzen von eigenartigen Zellen, die ich von gleichem Bau in der Vorniere der Teleostier und Batrachier, in dem zweiten Abschnitt der Harncanälchen der bleibenden Niere der Cyclostomen, Plagiostomen und Batrachier aufgefunden habe.

Da nach meinen Untersuchungen dasselbe histologische Verhalten auch die Zellen der Malpighi'schen Gefässe bei Musca, Acilius, Dytiscus u. A. auszeichnet, so scheint diese Zellenform in secernirenden Drüsen weit verbreitet zu sein.

Es sind dies Zellen mit verschiedenartigem Inhalt: in Reihen geordneten Körnchen, die oft nur der Basis, oft aber der ganzen Zelle eine Längsstreifung verleihen, wie ich dies früher auch schon[1]) von Zellen des Verdauungstractus beschrieben habe; neben diesen Körnchen kommen vorzugsweise an dem oberen Zellenende, dann aber auch wieder in der ganzen Zelle dicht gedrängt helle, glänzende oder pigmentirte[2]) verschieden grosse Kugeln vor. Alle Zellen tragen auf der Oberfläche, dem Lumen der Canäle zugewandt, einen zur Zeit der Thätigkeit deutlich sichtbaren Besatz kurzer und meist starrer Borsten, deren Bewegung ich gelegentlich der Untersuchung der isolirten, oral gelegenen Harncanäle der Tritonen beobachten konnte. Dies Object kann ohne weitere Schädigung aus dem lebenden Thier herausgeschnitten und in indifferenten Flüssigkeiten bei starken Vergrösserungen untersucht werden.

Die Borsten sind vergänglicher Natur und können nur während der Thätigkeit der Zellen gesehen werden.

Bei Härtung lebensfrischer Nierenstücke in absolutem Alcohol bleiben die Borsten am Saum der Zellen erhalten.

Bei vielen Thieren, so bei Plagiostomen und Urodelen in der bleibenden Niere, in der Vorniere der Frösche und der Forelle sind in kleineren oder grösseren Abständen schmale mit Büscheln langer Cilien bedeckte Zellen zwischen dieses ächte secretorische Epithel eingestreut. Die Bewegung der grossen Cilien ist immer sichtbar.

---

1) Siehe Figg. 18 u. 19 der XVI. Tafel des XXI. Bds. d. Arch.

2) Vergl. Solger, Abhandl. d. naturforsch. Ges. zu Halle. Bd. XV. 1882.

Digitized by Google

Das secretorische Epithel der Nierenorgane wurde von mir aufgefunden [1]). In neuerer Zeit sind diese Zellen auch von anderen Autoren in der Niere und in anderen Drüsen nachgewiesen worden, so von Klein, Marchand, Frenzel und O. Tornier. Dadurch wird die Vermuthung des weit verbreiteten Vorkommens der oben geschilderten Zellen völlig bestätigt.

Die Ausscheidung harnfähiger Substanzen durch das Epithel des zweiten Abschnittes der Harncanäle von Rana esculenta ist in meinen früheren Untersuchungen über die Secretion der Niere dargethan worden. Als weiteren Beleg führe ich folgenden Versuch an.

Spritzt man einem lebenden Triton von einer gesättigten Lösung indigschwefelsauren Natrons in die Vena abdominalis anterior, so enthält die Blase nach 20 Minuten blauen Urin. Die Bowman'sche Kapsel und der wimpernde Hals sind frei von Pigment; der zweite Abschnitt trägt auf den feinen Borsten am centralen Saume seiner Zellen feine blasse Körnchen des blauen Farbstoffs; im vierten, Stäbchenepithel führenden Abschnitt ist das Lumen ganz mit tiefblauem indigschwefelsaurem Natron angefüllt.

Wie man leicht ersieht, dürfen aus den Daten dieses Experiments noch weitere Aufschlüsse über die Secretion der Niere erwartet werden. Man kann freilich nicht ohne Weiteres schliessen, der Harn werde im vierten Abschnitt wieder eingedickt, weil ihm Wasser entzogen worden sei. Es wäre möglich, dass die Zufuhr von Salzen, die im zweiten Abschnitt noch nicht dem Blute entzogen waren, den augenfälligen Unterschied zwischen dem Secret des vierten und des zweiten Abschnittes bedinge. Tödtet man die Versuchsthiere bald nach der Injection, so enthält nur der zweite Abschnitt der Harncanäle Pigment. Die Zellen färbten sich in meinen Versuchen niemals; ebensowenig die secretorischen Zellen bei Fischen und Vögeln nach Einverleibung von indigschwefelsaurem Natron. Bei Säugethieren ist die von Heidenhain entdeckte Bläuung der Stäbchenepithelien leicht nachzuweisen. Auch dieser Punkt erfordert weitere Untersuchungen. Die Unterschiede in der Art der Ausscheidung bei Warm- und Kaltblütern könnten sowohl durch stärkere Reduction des Indigo in der Niere der niederen Thiere, als auch durch langsamere Secretion bedingt sein.

---

1) Siehe Pflüger's Archiv Bd. XVII, pag. 587 und Wichmann l. c. pag. 13.


Digitized by Google

Da mir jedoch seit der Publication meiner älteren Untersuchungen durch anderweitige Arbeiten die Musse fehlte das Fehlende zu ergänzen, so gebe ich die Beobachtungen, wie ich sie habe, freilich nicht ohne lebhaftes Bedauern, nicht mehr geben zu können.

Kehren wir nach dieser Abschweifung, die zur Charakterisirung der Zellen im vorderen gewundenen und den Glomerulus oral noch überragenden Abschnitt des Wolff'schen Ganges oder der Vorniere dienen sollte, zurück zur Betrachtung des weiteren Verhaltens der caudalen Enden der Wolff'schen Gänge, so finden wir die vorher getrennten Röhren nach einiger Zeit caudalwärts vereinigt und die Verwachsungsstücke blasig aufgetrieben, sobald der Glomerulus entfaltet ist. Man kann dies Alles bequem, aber auch am besten an lebenden Embryonen sehen. Die Wolff'schen Gänge lassen sich übrigens leicht mit Nadeln in toto herauspräpariren. Als Zusatzflüssigkeit ist bei der ganzen Präparation des vorsichtig abgetrockneten Eies Jodserum zu empfehlen.

Die vereinigten Gänge streben nun, den noch blind geschlossenen Darm am analen Ende hakenförmig umgreifend, gegen die Bauchwand und durchbrechen diese, indem der Wucherung des caudalen Endes der Wolff'schen Gänge und dem Druck der vom Glomerulus gelieferten Flüssigkeit das vorliegende Gewebe der Bauchdecken zum Opfer fällt. Eine active Betheiligung der Bauchwand beim Durchbruch der vereinigten Wolff'schen Gänge, bei der Bildung der Urethra, findet nicht statt.

Diese zuletzt beschriebenen Vorgänge spielen sich im Laufe von 4 bis 5 Tagen ab. Zur Zeit des Durchbruchs der Wolff'schen Gänge treten rothe Blutkörperchen auf. Der Darm durchbricht erst später oral von der Urethra die Bauchwand.

Die Krystalle in den Wolff'schen Gängen schwinden, sobald sie von dem Wasser gelöst werden können, das vom Glomerulus geliefert wird. Ob später eine Aenderung der Secretion eintrete, die anstatt der schwer löslichen Harnsäure etwa Harnstoff liefere, ist schwer zu entscheiden. Die Beobachtungen bestätigen aber die Anschauung, dass die essentiellen Bestandtheile des Harnes durch die Zellen der Harncanäle ausgeschieden und durch das vom Glomerulus gelieferte Wasser verdünnt werden.

Digitized by Google

Ueber die Einmündung der Wimpertrichter in die Wurzeln der Vena cava inferior.

Ueber Lymphgefässe der Froschniere ist bis jetzt nichts Genaueres bekannt geworden, mit Ausnahme eines Apparates, dem sowohl bei den Würmern, den Plagiostomen und den Urodelen als auch im Larvenstadium der anuren Batrachier eine ganz andere Aufgabe zugefallen war. Es handelt sich um die bei Würmern seit langer Zeit bekannten, bei Plagiostomen und Urodelen in den Hals eines Harncanälchens oder die Bowman'sche Kapsel und bei den anuren Batrachiern[1]) in die Wurzeln der Vena cava inferior einmündenden Wimpertrichter.

Das Vorkommen der Wimpertrichter in der Niere der anuren Batrachier ist von Spengel und Fr. Meyer, die Art ihrer Endigung von mir beschrieben worden.

Der vorliegenden Abhandlung füge ich eine Reihe von Abbildungen bei, die theils von Dr. Wichmann unter meiner Leitung, theils von mir selbst herrühren. Wir beabsichtigten die Zeichnungen im Verein mit anderen auf die Histologie und Entwicklungsgeschichte der Niere bezüglichen, der Dissertation Wichmann's beizugeben, wurden aber durch äussere Umstände, die zu beseitigen wir nicht in der Lage waren, daran verhindert. Da bis jetzt jedoch noch keine einzige Abbildung über diesen Gegenstand existirt, so wird man nicht abgeneigt sein, hier die Bestätigung meiner früheren Angaben in den Figuren zu finden, deren Werth freilich immer noch weit hinter den Zahlenangaben der Chemiker und Physiker zurückbleibt.

Den Beschreibungen Spengel's[2]) und Wichmann's[3]) über

---

1) Spengel, Centralblatt f. d. med. Wiss. 1875. No. 23.

Fritz Meyer, Sitzungsberichte d. naturforsch. Ges. zu Leipzig. 1875. No. 2, 3, 4.

M. Nussbaum, Sitzungsberichte d. Niederrh. Ges. zu Bonn, 25. Juli u. 19. Nov. 1877.

Derselbe, Zoologischer Anzeiger, III. Jahrgang.

Ralf Wichmann, Beiträge zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung der Nierenorgane der Batrachier. Aus dem anatom. Institut zu Bonn. Inaug.-Dissert. Bonn 1884.

2) l. c. pag. 83 sqq.

3) Wichmann l. c. pag. 8 und 9.

Digitized by Google

die Lage, Zahl und Grösse der Wimpertrichter wäre kaum etwas hinzuzufügen. Wie sehr verschieden gross die ventral auf dem vom Peritoneum überzogenen Theil der Niere gelagerten Oeffnungen der Wimpertrichter sein können, wird sich aus einem Vergleich der Fig. 17 und 21 ergeben. Fig. 17 stammt von Rana fusca und ist bei Zeiss F, Oc. I gezeichnet. Fig. 21 ist nach einem Präparat von Rana esculenta bei der Vergrösserung Zeiss A, Oc. I entworfen. Es kommen aber sowohl in der Niere von Rana fusca als von Rana esculenta beide Arten von Trichtern vor.

Sorgt man nun dafür, dass durch die Art der Tödtung des zu untersuchenden Exemplars das Blut in den Gefässen und namentlich den Venen möglichst unverändert erhalten bleibt und führt zu einer Zeit, wo die Wimperung in den Trichtern fortbesteht, während die Circulation schon stockt, ein leicht wieder aufzufindendes Pigment in die Bauchhöhle ein, so wird dieses Pigment von den Wimpertrichtern bis in die ersten Anfänge der Vena cava inferior an der ventralen Fläche der Niere fortgeführt. Damit ist der Beweis erbracht, dass bei den anuren Batrachiern die Wimpertrichter in das ableitende Venensystem der Niere einmünden. Bis jetzt sind nach dieser Methode von uns untersucht Rana esculenta, Rana platyrrhinus, Bufo cinereus, Bufo calamita, Alytes obstetricans.

Meine Methode ist im Zoologischen Anzeiger III. Jahrg. und bei Wichmann pag. 7 beschrieben.

In neuerer Zeit habe ich an geeigneten Schnitten durch vorsichtiges Auftupfen mit feinem Pinsel den Uebergang der Trichter in die Venen noch deutlicher als früher verfolgen können, so dass einmal durch die Ueberführung des Pigments (gepulvertes Carmin) in die Venen und weiter durch directe Beobachtung des continuirlichen Zusammenhanges die Verbindung der Wimpertrichter mit dem Venensystem bei den anuren Batrachiern erwiesen ist.

Die Vorniere der Batrachier gleicht mit ihren in die Bauchhöhle mündenden Wimpertrichtern den Segmentalorganen der Würmer. In der Urniere wird jeder mit Trichter versehenen Anlage eines definitiven Harncanälchens ein Glomerulus eingelagert und der Trichter erst im Laufe der Entwicklung von der Bowman'schen Kapsel oder dem Halse des Harncanälchens abgedrängt und mit den Venen in Beziehung gebracht.

Man vergleiche zur Begründung des Letztgesagten die Fig. 21

Digitized by Google

von einer erwachsenen Rana esculenta und die Figg. 22, 23 und 24 von Larven der Rana fusca.

Während in Fig. 23 der Trichter noch mit der Bowman'schen Kapsel und in Fig. 22 mit dem Halse des Harncanälchens in directer Verbindung steht, ist er in Fig. 24 schon durch die interstitiellen lymphoiden Zellmassen vom Harncanälchen abgedrängt, und während in weiter entwickelten Larven, wenn schon die Einmündung in die Venen ausgebildet ist, der Trichter noch immer oral dicht dem Malpighi'schen Körperchen und dem zugehörigen Harncanälchen anliegt, wird er im Lauf der Entwicklung durch die reichen Windungen der Stäbchenzellen tragenden Abschnitte der Harncanäle gegen die ventrale Nierenfläche gehoben und ganz vom Glomerulus abgedrängt, wie etwa Fig. 21 zeigt.

Wenn ein geschlossenes Gefässsystem den Vorzug hat, die Lymphe aus den Blutgefässcapillaren durch das intermediäre Bindegewebsnetz und die serösen Höhlen zu den Venen zurückzuleiten, so muss diese Einrichtung bei niederen Thieren bis zu den Urodelen aufwärts gewaltig gestört sein durch die Wimpertrichter der Bauchhöhle, die durch die einzelnen Nierenorgane Stoffe nach Aussen abführen, welche sonst dem Organismus erhalten blieben.

Wir sehen nach dem Aufgeben der offenen Verbindung der Wimpertrichter mit den Harncanälen bei den anuren Batrachiern das Gefässsystem zum ersten Male als ein wirklich geschlossenes auftreten und im Embryo alle die Etappen durchlaufen, die in weniger hoch entwickelten Thieren als bleibende Formen fixirt sind.

Die Einmündung der Wimpertrichter in die Venen ist dem Uebergang von kleineren Lymphbahnen anderer Körpergegenden in die Venen direct vergleichbar. Im Auge finden sich mutatis mutandis ähnliche Einrichtungen.

Für das zoologische System wird das physiologische Raisonnement, sowie der Vergleich der bleibenden und im Laufe der individuellen Entwicklung vergänglichen Formen des Zusammenhanges der Trichter mit den Harncanälchen und den Wurzeln der Vena cava inferior ein Beweis für die höhere Entwicklung und demgemäss höhere Stellung der anuren Batrachier gegenüber den Urodelen abgeben. Wenn auch in diesem Falle den äusserlich sinnfälligen Merkzeichen, die zur Begründung und Aufstellung der systematischen Reihenfolge der Urodelen und Anuren führte, die feineren histologischen und ontogenetischen Charaktere nur be-

Digitized by Google

weisend hinzugefügt werden konnten, so möchte doch in vielen Fällen die wahre Stellung im System erst durch die Berücksichtigung aller anatomischen, embryologischen und physiologischen Merkmale aufgefunden werden können.

Dass Rana esculenta eine weniger entwickelte Species als Rana fusca sei, kann aus der Form der Samenfäden und der Art des Ueberganges des Hodennetzes in die Niere gefolgert werden.

Die biologischen Wissenschaften können bei ihrem Streben nach Erkenntniss sowohl der Entstehung und der Verwandtschaftsbeziehungen der Thiere und Pflanzen als auch der genauen Charakteristik der Varietäten und Species nur die Summe der gewonnenen Kenntnisse wie in einem Generalindex niederlegen in der jeweiligen Systematik, deren Bedeutung eine nur vorübergehende ist und deren Formulirung beständig durch neues Beobachtungsmaterial, durch die Verfeinerung und Vertiefung der Methoden verändert und der Wahrheit näher geführt werden muss.

Die Anastomosen der Ovarial- und Mastdarmarterien.

Zur Demonstration dieser Verbindungen dürfte sich das folgende Verfahren empfehlen. Die Vena abdominalis anterior wird doppelt unterbunden und die Bauchhöhle zwischen den Ligaturen eröffnet. Man umschnürt ferner die Urogenitalarterien dicht an ihrem Ursprunge oder die Aorta unterhalb des Abganges dieser Aeste und injicirt centripetal von einer Arteria ischiadica, in die man nach Exstirpation des Oberschenkelknochens und der deckenden Muskulatur von vorn, also ventralwärts, eine Canüle eingebunden hat. Um den Zufluss von den Venen aus zu hindern, werden beide Venae portarum renis caudalwärts von den Nieren vor Beginn der Injection unterbunden. Da der Frosch bei dieser Einrichtung des Versuchs auf dem Rücken liegt, so kann die freie Falte des caudalen Endes vom Mesovarium so gelagert werden, dass man an ihr während der Injection dem Laufe der eingeführten Masse folgen kann.

Die Unterbindung der Nierenarterien.

Die Unterbindung der Nierenarterien der Rana esculenta ist in meinen Untersuchungen über die Secretion der Niere [1]) beschrie-

1) Pflüger's Archiv Bd. XVII, pag. 582.

Digitized by Google

ben worden. Man muss sich genau an das angegebene Verfahren halten und weit vom Ursprunge der Urogenitalarterien aus der Aorta die Ligaturen anlegen, oder was sich namentlich bei grossen Fröschen empfehlen möchte, noch die Ligatur der Eierstocks- oder Hodenarterien hinzufügen. Dies wird bei den grossen Exemplaren der Rana esculenta hungarica stets der Fall sein. Dafür kann man aber wegen der mächtigen Entwicklung der Vena abdominalis anterior auch die Männchen zu den Versuchen benutzen, wenn man sich nur erinnert, dass bei diesen Thieren die Samenfäden durch eine Reihe von Harncanälchen des oralen Nierentheiles in den Ureter befördert werden.

Die Blutgefässinjection der Niere mit salpetersaurem Silber.

Roth[1]) hat an His'schen Präparaten einer mit Silberlösung von der Arterie aus injicirten Kaninchenniere die Existenz einer einfachen Lage grosser polygonaler Pflasterzellen als epithelialen Belag der Bowman'schen Kapsel nachgewiesen. Da es ihm aber nicht gelang, auf dem Glomerulus eine entsprechende Zeichnung aufzufinden, so musste er es unentschieden lassen, „ob die auf dem Glomerulus sitzenden Elemente als eigne Epithelschicht oder als Capillarkerne aufzufassen seien“ (l. c. pag. 32). Nach Roth haben verschiedene Autoren, wie Chrzonszczewsky, Ludwig, Drasch die Silberinjection der Blutgefässe in der Niere wiederholt, ohne eine Endothelzeichnung an den Capillaren auffinden zu können.

Zur Darstellung dieser Zellgrenzen bei Rana esculenta habe ich folgende Methode benutzt.

Der Frosch wird durch Selbstinjection mit 0,5 % Kochsalzlösung, von der Vena abdominalis anterior aufwärts, blutleer gemacht. Man bricht die Durchleitung ab, wenn aus dem unteren Ende der Vena abdominalis anterior klare Flüssigkeit abfliesst.

Jetzt wird die Vena cava inferior unterbunden. Dies aus dem Grunde, weil ich öfters beobachtet hatte, dass Injectionsflüssigkeiten unter geringem Druck von der Aorta aus viel eher zur Vena cava inferior abfliessen, als zur Vena portarum renis, und dass in diesen Fällen nur eine unvollständige Durchspülung der Glomeruli

1) M. Roth, Untersuchungen über die Drüsensubstanz der Niere. Inaug.-Dissert. Bern 1864.


Digitized by Google

erreicht wurde. Der Versuch deutet somit auf die Anwesenheit von Arteriolae rectae hin. Auf feinen dorso-ventralen Schnitten solcher Nieren, namentlich nach vorheriger Silberinjection, ist die injicirte ventrale Hälfte deutlich gegen die nicht injicirte dorsale Parthie abgesetzt. Nach der Unterbindung der Vena cava inferior, der Aorta dextra und der Bauchaorta unterhalb des Abganges der Urogenitalarterien wird von der Aorta sinistra aus 0,25 bis 0,5 % Lösung salpetersauren Silbers unter geringem Druck injicirt, bis die oberflächlich gelegenen Glomeruli weisslich sich aus der Nierenmasse herausheben. Für einen grossen Frosch genügen 3—4 cm. Erscheinen die oberflächlichen Glomeruli weisslich, so spült man die Blutgefässe durch eine Injection von destillirtem Wasser aus und lässt sofort eine Injection von absolutem Alcohol folgen, der auch die Schlingen des Glomerulus in der Lage erhält und an der sonst unvermeidlichen Schrumpfung hindert. Die ganze Injection muss mit möglichster Vorsicht und Schnelligkeit ausgeführt werden, so dass Extravasate sowohl als zu intensive Silberwirkung vermieden werden.

In allen mir zugänglichen Abbildungen über Silberinjection der Niere Roth, Taf. II Fig. 7; Chrzonszczewsky Taf. VIII Fig. 6; Drasch Taf. I Fig. 1 u. 2 u. A. ist stets der Glomerulus weit von der Kapsel abgehoben, geschrumpft. Man darf deshalb nicht erwarten eine Zeichnung auf der Oberfläche erkennen zu wollen, die in der That sich bei derartigen Präparaten nur an der durch die benachbarten Theile gespannten Kapsel zeigt. Sorgt man dafür, dass die Capillaren des Glomerulus nicht collabiren können, und dass die Injectionsmasse das Lumen der Gefässe wirklich durchläuft, so weisen dieselben eine Endothelzeichnung auf, wie sie von anderen Gefässen bekannt ist. In diesem Falle sieht man freilich von einer Silberzeichnung an den Grenzen der Epithelzellen auf und zwischen den Gefässschlingen Nichts; es fehlt aber auch die Silberzeichnung am Kapselepithel. Am Licht bräunen sich die Schnitte der injicirten Niere nur wenig und zwar so, dass die Gefässe deutlich sich herausheben. In allen Fällen einer fruchtlosen Injection des Glomerulus ist das Kapselepithel gut abgegrenzt; in vielen, wenn nicht den meisten Harncanälchen umsäumen aber auch schwarze Silberlinien die Zellen des Anfangstheiles der Harncanäle. Schnitte werden im Licht, trotzdem sie von der Arterie aus mit destillirtem Wasser ausgewaschen worden waren,

Digitized by Google

tief braun bis schwarz. Der Vas afferens ist immer mindestens bis auf die Gabelung, oft aber auch darüber hinaus, mit Endothelzeichnung versehen.

Dies Alles deutet auf die Möglichkeit hin, dass bisher der Glomerulus niemals mit Silber völlig injicirt worden ist, sondern dass die Flüssigkeit durch den Injectionsdruck in die Bahnen der Arteriolae rectae getrieben wurde und im Malpighi'schen Körperchen nicht über die Gabelung des Vas afferens hinausgelangend, durch Transsudation in den Kapselraum die Epithelgrenzen dort und, wo genug von der Silberlösung vorhanden war, auch noch die Grenzen der Zellen im ersten Abschnitte der Harncanälchen schwärzte.

Derartige unvollständige Injectionen kann man auch mit gefärbten Massen erhalten. Da bei der Silberinjection die Lösung durch eine nachfolgende Wasserinjection nicht entfernt werden kann, sobald der Glomerulus nicht ganz durchgängig ist, so werden sich die benachbarten Theile zu imbibiren Gelegenheit haben. Die Stellen in der Nähe der Malpighi'schen Körperchen werden demzufolge am Licht tiefschwarz. Wenn bei der unvollständigen Silberinjection der Niere auch das Vas efferens eine Silberzeichnung aufweist, wie ich dies oft gesehen habe und wie es die von Ludwig in Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben III. Lieferung 1870 auf pag. 495 gegebene Abbildung Fig. 142 zeigt, so kann dies durch die Annahme erklärt werden, dass das injicirte Reagens rückläufig in das Vas efferens gelangt ist. Das Vas efferens wird übrigens wie die anderen Blutgefässe der Niere mit Ausnahme der Schlingen des Glomerulus bei der gewöhnlichen Härtung des ganzen Organes oder dicker Scheiben in Alkohol u. s. f. durch die schrumpfenden Harncanäle in der Lage erhalten, wie die Bowman'sche Kapsel; man wird also die Silberzeichnung in seinem Lumen leichter erkennen können.

Dass in der That zur Hervorbringung der Silberlinien an den Epithelzellengrenzen der Bowman'schen Kapsel die Transsudation der Silberlösung von dem eben in die Kapsel eingetretenen Vas afferens aus genügt, beweisen die Fälle, wo der Glomerulus selbst noch total mit Blut gefüllt ist und die Kapsel trotzdem eine exquisite Zeichnung zeigt. Es ergibt sich aber aus den Durchleitungsversuchen, den sogenannten Selbstinjectionen mit 0,5 % Kochsalzlösung, noch Folgendes. Wenn beim Abfliessen einer klaren Flüssigkeit aus der Bauchvene die grössere Zahl der

Digitized by Google

Glomeruli blutleer geworden ist, und einige Glomeruli noch prall mit Blut gefüllt sind, so müssen in der Betheiligung an der Circulation ähnliche Unterschiede unter den Glomeruli vorkommen, wie Heidenhain sie zuerst für die ungleichmässige Theilnahme der Harncanälchen an der Secretion nachgewiesen hat. Es wäre interessant zu wissen, ob die Ruhepause und die Phase der Thätigkeit an Glomerulus und zugehörigen Harncanälchen gleichzeitig auftreten.

Trotz des positiven Erfolges, im Glomerulus Silberlinien zu erzeugen, könnte noch immer der Einwand gemacht werden, es sei dies nur eine gelegentliche Erscheinung; es sei sehr wohl denkbar, dass, wie anderwärts das Protoplasma oft zusammenhänge, wenn es auch meist in einzelne Zellenterritorien abgegrenzt vorkomme, im Glomerulus der Niere für gewöhnlich ein festerer Verband der Zellen sich zeige als in den Capillaren anderer Körperstellen. Unterstützt wird dieser Einwand durch den negativen Erfolg, bisher an den Capillaren der Froschhyaloidea Silberlinien hervorzubringen. Auch meine eigenen Versuche fielen wie die von Golubew[1]) aus. Da es aber nicht möglich ist, die Gefässe der Hyaloidea unter normalem Druck mit salpetersaurem Silber zu injiciren, so können erst weitere Versuche diese Frage entscheiden. Ich konnte bei 65 cm Höhe einer Säule der halb- oder viertelprocentigen Silberlösung weder die Froschhyaloidea noch bei 120 cm Höhe die Kaninchenniere injiciren. Beim Frosch wurden nur die Arterien des Darmes und wenige Gefässe der Zunge weisslich und trotz einer Dauer von $1^1/_2$ Stunden rückte die Injectionsflüssigkeit nicht vor[2]).

Wurde nach Golubew's Vorschrift mit der Spritze injicirt, so floss die Flüssigkeit zwar durch den angeschnittenen Ventrikel ab; in den Capillaren der Hyaloidea war aber die Injectionsmasse nicht bis an die Venen vorgerückt. Es müssen also auch hier, offenbar begünstigt durch den freien Verlauf der blos von Lymphscheiden eingehüllten Capillaren in der Membrana hyaloidea und

1) Dieses Archiv Bd. V, pag. 84.

2) Die Lungen waren vor der Injection ausgeschaltet, da die Leichtigkeit des Abflusses der Injectionsflüssigkeit zu diesen Organen wegen der eigenartigen Gefässanordnung — ich meine die Arteria und Vena pulmonalis — die Füllung anderer Körperregionen hindert, worauf Golubew schon aufmerksam macht.

Digitized by Google

möglicherweise durch Compression der Venen im Corpus ciliare bei starker Füllung der Arterien, grössere Widerstände für die Injection sich bieten als an benachbarten Stellen. Denn sonst müssten auch die Venen der Hyaloidea von der Silberlösung durchspült worden sein. Von diesem Verhalten habe ich mich des öfteren überzeugt, da man bei sorgfältiger Präparation des Corpus ciliare den Glaskörper in toto mit der Membrana hyaloidea und ihren Gefässen aus dem Bulbus herausheben kann. Es ist dabei nöthig, die vordere Linsenkapsel zu ritzen, die Linse zu extrahiren und die Verbindungen der Linsenkapsel mit der Membrana hyaloidea zu erhalten. Das Bild der Gefässe, welches man auf diese Weise erhält, ist überraschend schön.

Die Capillaren waren bei den Injectionsversuchen mit der Spritze nach Golubew tief braun bis schwarz, wie dies auch nicht anders zu erwarten ist, da die Silberlösung nicht ausgespült werden konnte. Die Kerne der Capillarwand sind gelappt, sie stehen oft sehr dicht, oft recht weit von einander ab. Die Kerne der Lymphscheiden sind kleiner und färben sich früher als die der Capillarwand in Farbstofflösungen.

Nach diesen Versuchen wird man sich vorläufig eines definitiven Urtheils enthalten müssen; vielleicht gelingt es durch Paralysirung der Gefässwände eine Silberlösung auch durch die Froschhyaloidea rasch hindurchzutreiben und wieder auszuspülen; ich hoffe demnächst über die Resultate derartiger Experimente berichten zu können.

Wir sind also vorläufig genöthigt, in Betreff der Niere die Versuchsergebnisse der Silberinjection so zu deuten, dass es unter günstigen Bedingungen möglich sei, die Zellengrenzen der Capillarwandungen des Glomerulus durch Silber sichtbar zu machen. Wir lassen es unentschieden, ob dies in allen Fällen zutreffe.

Wie aber schon im Eingang dieses Abschnittes auseinandergesetzt wurde, kann man sowohl bei dem Glomerulus als der Hyaloidea durch genauere Analyse der Injectionen Eigenthümlichkeiten ausfindig machen, die das gewöhnliche Ergebniss einer Silberinjection sehr verdächtigen, so dass es nicht allein möglich, sondern sogar wahrscheinlich ist, dass die Capillaren dieser beiden Provinzen keine Ausnahme von dem allgemeinen Bau der Capillaren machen werden.

Digitized by Google

Hat man nun mit Erfolg die Glomeruli der Niere injicirt, so sieht man auch im Glomerulus die Silberlinien.

Fig. 14 auf Tafel XXII möge dazu dienen, dieses zu illustriren. Das Präparat ist aus einer mit versilberten Gefässen in Alkohol gehärteten Niere durch Zerzupfen dargestellt und zeigt das in Zellen abgegrenzte Gefässrohr von einer kernhaltigen Hülle umgeben, in der die Zellgrenzen nicht hervortreten. Da diese Präparation kaum noch der Erklärung wird bedürfen, so soll nur noch hinzugefügt werden, dass die Silberlinien auch am unversehrten Glomerulus gut sichtbar sind und dass, wie in der beigegebenen Figur, die Knotenpunkte der Silberlinien sich nicht selten unter einem Kern des epithelialen Belags befinden. Auch schon hieraus kann der Schluss gezogen werden, es seien die vorliegenden Silberlinien nicht die Zellengrenzen des Epithels, sondern die der Capillarwandung selbst. Die Epithelzellengrenzen kann man, wie gesagt, an erwachsenen Thieren am besten durch Wasserzusatz sichtbar machen.

Die Kerne der Capillarwand des Glomerulus sind kleiner als die des epithelialen Belags. In letzterem sowie in den Epithelzellen der Bowman'schen Kapsel sind oft eingeschnürte und mehrere Kerne zu finden. Somit kommt auch an diesen Zellen eine nicht mitotische Theilung der Kerne vor, die neben der ächten Mitose im Thier- und Pflanzenreich auftritt.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXI—XXIV.

Tafel XXI.

Fig. 1. Dorso-ventraler Schnitt durch eine von der Vena ischiadica aus injicirten Niere der Rana esculenta hungarica. v. p., die aus der Vena portarum renis hervorgehenden Verästelungen. v. c., Wurzel der ventral gelagerten Vena cava inferior. (Mit der Camera lucida bei Zeiss A, Oc. I gezeichnet.)

Fig. 2. Nach Swammerdam's Biblia naturae, Tafel XLIX, Fig. 4, copirt.
- i Vena cava inferior,
- k die Leber,
- l Vena mesenterica,
- m Niere,
- n Vena iliaca,
- o Vena epigastrica (abdominalis anterior).

Digitized by Google

Fig. 3. Dorsale Fläche des oralen Endes einer von der Vena ischiadica aus injicirten Niere der Rana esculenta hungarica zur Demonstration der Verzweigungen der Nierenpfortader.

v. p. Vena portarum renis,
v. d. l. Veua dorso-lumbalis,
ovd. Venen des Eileiters.

Die Einmündungsstellen der Vena dorso-lumbalis und der Eileiterveuen liegen am lateralen Rande der Niere; die Vena portarum renis verzweigt sich gegen den medianen Rand der Niere hin.

Fig. 4. Nach Bowman copirt.

u Ureter,
pv Nierenpfortader,
b Zweig der Nierenpfortader,
ef Vas efferens,
t Harncanälchen,
p Capillaren der Harncanälchen,
af Vas afferens,
ev Vena cava inferior,
a Arteria renalis.

Fig. 5, 6 u. 7 nach meinen Abbildungen auf Tafel XIII des Pflüger'schen Archiv's, Bd. XVII. Aus dem Geschlechtstheil der Niere von Triton cristatus.

Fig. 5. Verbindung des aus dem Glomerulus austretenden Vas efferens mit den capillaren Verzweigungen der Nierenpfortader.

V. a. Vas afferens des Glumerulus,
V. ef. das Vas efferens,
V. p. die Vena portarum renis und ihre Zweige,
H. das Harncanälchen.

Fig. 6. Verbindung des aus dem Glomerulus hervorgehenden Vas efferens mit einem Zweige der Vena cava. Eine Arteriola recta löst sich in das die Harncanälchen umspinnende Capillarnetz auf, was aber in der Figur nicht dargestellt ist.

V. af. Vas afferens des Glomerulus,
V. ef. das Vas efferens,
Gl. der Glomerulus,
H. Harncanälchen,
V. Wurzel der Vena cava inferior,
A. Zweig der Nierenarterie, der, ohne einen Glomerulus passirt zu haben, mit der Vena portarum renis sich in die Capillaren der Harncanälchen auflöst.

Fig. 7. Vas efferens und Arteriola recta treten in das Capillarnetz der Harncanäle gemeinschaftlich mit der Vena portarum renis ein.

A. R. Zweig der Nierenarterie,
A. r. Arteriola recta,
V. af. Vas afferens,

Digitized by Google

V. ef. Vas efferens,
Gl. Glomerulus,
H. Harncanälchen.

Fig. 8. Die Verbindung des Hodennetzes mit den Malpighi'schen Körperchen in der Niere der ♂ Rana esculenta hungarica. (Vergl. hierzu Fig. 92 auf Tafel IV des VIII. Bds. d. Arch. von einer ♂ Rana esculenta berolinensis.)
a. r. Zweig der Nierenarterie, aus der die Vasa afferentia der
Gl. Glomeruli hervorgehen,
d. s. Ductus seminiferi, sich fortsetzend in die Bowman'schen Kapseln, deren Glomerulus erhalten ist,
H. Hals der Harncanälchen.

Tafel XXII.

Fig. 9. Bowman'sche Kapsel und Hals eines Harncanälchen von Rana esculenta. Die Zellgrenzen sind durch eine in die Arterien gemachte Injection einer 0,5 % Lösung von salpetersaurem Silber geschwärzt.

Fig. 10. Aus einem Malpighi'schen Körperchen von Pelobates fuscus, frisch in Humor aqueus des Thieres untersucht.
K. E. das Kapselepithel,
Gl E. das Epithel der Schlingen des Glomerulus.
Wo an den Rändern der Capillaren im Epithel Kerne gelagert sind, ragen diese über den Grenzcontour hinaus. Die Kerne der Capillaren sind nicht dargestellt. Die Zeichnung ist körperlich gehalten und bei verschiedener Einstellung mit der Camera lucida entworfen. Vergr. Zeiss F, Oc. I.

Fig. 11. Capillarschlingen mit dem epithelialen Belag aus einem Glomerulus der in absolutem Alkohol gehärteten Niere von Petromyzon marinus.

Fig. 12. Capillarschlingen mit dem epithelialen Belag aus dem Glomerulus der in Salzsäure macerirten Niere des Flussbarsches (Perca fluviatilis).

Fig. 13. Capillarschlingen mit dem epithelialen Belag aus dem Glomerulus einer in absolutem Alkohol gehärteten Niere von Squatina vulgaris.

Fig. 14. Capillarschlinge aus dem Glomerulus einer mit salpetersaurem Silber injicirten Niere von Rana esculenta hungarica.
K. E. Die einfachen, eingeschnürten oder multiplen Kerne des Epithels, das links unten von der Capillarwand in drei Partikeln absteht, die ganze untere Parthie des Zerzupfungspräparates freilässt und nur oben eine Strecke weit das Gefässrohr bedeckt.
Ez. Die Endothelzellen der Capillarwand.
Ek. Die Kerne der Endothelzellen in das Lumen des Gefässes hineineinragend, wie an dem oberen Querschnitt deutlich zu sehen ist. Vergr. Zeiss hom. Immers. $^1/_{18}$ Oc. II.

Digitized by Google

Fig. 15 u. 16. Zur Entwicklung des Glomerulus der Vorniere bei der Forelle.

Ch. d. Chorda dorsalis,
Aor. Aorta abdominalis,
B. K. Bowman'sche Kapsel,
Gl. Glomerulus.

Das Epithel der Bowman'schen Kapsel geht in continuo auf den Glomerulus und in das Epithel des gewundenen Anfangstheiles des Wolff'schen Ganges, id est Vorniere, über.

Pr. Vorniere,
P. E. Epithel der Bauchhöhle.

Fig. 15 zeigt den Zusammenhang des Glomerulus mit dem Lumen der Aorta.

Fig. 16, aus einem mehr caudalwärts gelagerten Schnitt, dem Querschnitt des einfachen Sackes, aus dem bis dahin der Glomerulus besteht.

Tafel XXIII.

Fig. 17. Endigung eines Wimpertrichters in der Niere von Rana fusca.

Ventrale Parthie eines senkrecht auf die Längsaxe geführten Schnittes durch die nach meiner Methode behandelte Niere.

Der bei W. T. gewundene Wimpertrichter ist mit Carmin im Lumen angefüllt. Man sieht den directen Uebergang des unteren Endes des Wimpertrichters in die mit Blutkörperchen und Carminkörnchen angefüllte Vene V, links im Bild.

Zwischen beiden Venenquerschnitten liegt ein quergetroffener mit Carmin gefüllter Wimpertrichter.

Die Carminkörnchen sind der Einfachheit halber als schwarze Körnchen dargestellt. Vergr. Zeiss F, Oc. I.

Fig. 18. Die Endigung eines Wimpertrichters in eine Vene bei Alytes obstetricans. Vergr. Zeiss F, Oc. I.

W. T. Wimpertrichter,
V. Vene.

Fig. 19. Dasselbe mit gleicher Buchstabenbezeichnung von Bufo calamita und

Fig. 20. von Rana fusca. Vergr. Zeiss F, Oc. I.

Fig. 21. Ventrale Oberfläche eines Nierenstückes von Rana esculenta berol. mit ausnehmend grossen Wimpertrichtern, die weit von dem im Präparat dicht an der Oberfläche gelegenen Glomerulus Gl. abstehen. Dazwischen die Schlingen des vierten Abschnittes der Harncanäle. Vergr. Zeiss A. Oc. I.

Fig. 22, 23 u. 24. Zur Entwicklung der Wimpertrichter in der Niere der Larven von Rana fusca.

Fig. 22. Der Wimpertrichter mündet wie bei den Urodelen in den Hals des Harncanälchens.

W. T. Wimpertrichter,
Gl. Glomerulus, I. u. II. Abschnitt des Harncanälchens.

Digitized by Google

Fig. 23. Der Wimpertrichter mündet in die Bowman'sche Kapsel.
W. T. Wimpertrichter,
A. Vas afferens des Glomerulus,
H. Harncanälchen.

Fig. 24. Von einer älteren Larve. Der Wimpertrichter liegt nahe dem Halse des Harncanälchens, ist aber nicht mehr mit diesem verbunden. (Ein Vergleich mit Fig. 21 zeigt, dass im Lauf der Entwicklung der Wimpertrichter noch weiter von dem Glomerulus abgedrängt wird.)

Fig. 25. Oberes Ende einer pigmentirten Wimperzelle aus dem Trichter der Vorniere von Rana fusca, den Kern zeigend.

Fig. 26. Eine auseinandergelegte Vorniere von Rana fusca mit drei pigmentirten Wimpertrichtern.

Fig. 27. Ein Wimpertrichter der Vorniere und seine Einmündung in den secernirenden Theil der Vorniere.
W. T. Wimpertrichter,
H. breiter Anfangstheil der eigentlichen Vorniere, in den die langen Cilien aus dem Ende des Wimpertrichters hineinragen.

Fig. 28. Ein Harncanälchen aus der Niere von Rana esculenta, nach Maceration in Salzsäure isolirt.
Gl. Glomerulus und Bowman'sche Kapsel (Malpighi'sches Körperchen).
I. Der Hals, II. der breite secernirende, III. der wimpernde, IV. der mit Stäbchenepithel besetzte, V. der ableitende Theil des Harncanälchens. A Sammelrohr in den Ureter mündend. Die Lagerung der Theile ist aus der Figur ersichtlich, der vierte Abschnitt liegt ventralwärts.

Tafel XXIV.

Fig. 28. Zellen mit Borstenbesatz aus dem zweiten Abschnitt der vorderen isolirten Harncanäle eines weiblichen Triton cristatus, am lebenden Thier untersucht. In den Zellen farblose und gefärbte Granula.

Fig. 29. Stäbchenepithel aus dem letzten Abschnitt der Vorniere einer Larve von Rana fusca.

Fig. 30 u. 31. Querschnitte durch Harncanälchen in der Region des Stäbchenepithels (vierter Abschnitt) von Rana esculenta.
Fig. 30 bei gefüllter Blase: das Lumen ist weit und die Zellen sind niedrig.
Fig. 31 bei leerer Blase: die Zellen sind hoch, das Lumen ist eng.

Fig. 32. Zellen mit Borstenbesatz aus einem Malpighi'schen Gefäss nahe dem Darm von Musca vomitoria. Neben diesen Malpighi'schen Gefässen kommen andere, weisse und gelbe vor.

Digitized by Google

Fig. 33. Theil der Bowman'schen Kapsel, der erste mit Wimperzellen besetzte Abschnitt des Harncanälchens (Hals), sowie Anfangstheil des zweiten Abschnittes mit den borstentragenden Zellen.

Die Wimperbüschel des ersten Abschnittes schlagen nach abwärts in das Harncanälchen und zerfallen bei geeigneter Behandlung in einzelne Flimmerhaare. In den borstentragenden Zellen des zweiten Abschnittes sind wegen der Abtödtung in absolutem Alkohol die Granula nicht deutlich erhalten. — Aus einem Querschnitt der Niere von Rana esculenta.

Fig. 34. Erster und zweiter Abschnitt eines Harncanälchens von Petromyzon marinus. Die Verhältnisse wie bei Rana. An den ersten Abschnitt aufwärts schliesst sich die Bowman'sche Kapsel mit dem Glomerulus an.

Fig. 35 u. 36. Isolirte Borstenzellen von Petromyzon marinus.

Fig. 37. Isolirte Wimperzelle des ersten Abschnittes der Harncanäle von Petromyzon marinus. Die Cilien kleben zu einem gebogenen Stabe zusammen.

Fig. 38. Borstenzellen des zweiten Harncanälchenabschnittes von Rana esculenta. An der Basis der Zellen reihenartige Anordnung feiner Körnchen; gegen den Borstenbesatz zu gröbere Granula, unter diesen viele pigmentirt.

Fig. 39. Wimper- und Borstenzellen aus der Vorniere von Trutta fario. Da die Figur nach einer frischen, aus dem Forelleuembryo herauspräparirten Vorniere gezeichnet wurde, so konnten die zu den grossen schwingenden Cilien gehörigen Zellen nicht deutlich erkannt werden. An der Basis der Borstenzellen in Längsreihen geordnete feine Körnchen, das Protoplasma zwischen Kern und Borstenbesatz hyalin.

Fig. 40. Borstenzellen aus dem Anfangstheil der Vorniere von Rana fusca. In den Zellen noch einige Dotterplättchen.

Fig. 41. Borsten- und Wimperzellen aus der Niere von Mustelus vulgaris, in Fruchtwasser desselben Thieres untersucht. An den Borstenzellen Ordnung der Körnchen in Längsreihen.

Digitized by Google

Ueber Becherzellen.

Von

Dr. **Joseph Heinrich List** in Graz.

Hierzu Tafel XXV—XXX.

Einleitung.

Indem ich nachfolgende Arbeit der Oeffentlichkeit übergebe, bin ich mir wohl bewusst, dass dieselbe weit hinter dem von mir gesteckten Ziele zurückgeblieben ist. War es doch ursprünglich meine Absicht, die Becherzellen bei Wirbelthieren und Wirbellosen gleich eingehend zu behandeln. Allein das zu bewältigende Material wuchs während der Arbeit so an, dass ich, um zu einem Ende zu kommen, den anfangs gehegten Plan fallen lassen musste. Ich zog es deshalb vor, das bereits Gewonnene zu publiciren. Durch Arbeiten auf einem anderen Gebiete verhindert, konnte ich eine Reihe von Befunden bei Wirbellosen hier nicht aufnehmen, hoffe dieselben jedoch später in kleineren Arbeiten veröffentlichen zu können. Namentlich sind die Mollusken herrliche Objecte, um über Becherzellstructuren sich orientiren zu können.

Man betrachte diese Arbeit nur als das, was sie sein soll — als einen kleinen Beitrag zur Kenntniss von Drüsenzellstructuren. Ich war bemüht, die ganze auf Becherzellen bezügliche Literatur zusammenzubringen. Sollte indess irgend eine Arbeit übersehen worden sein, so liegt die Schuld daran in unseren, leider nur zu mangelhaften, Bibliotheken.

Ich habe die „Historische Uebersicht“ etwas ausführlicher gehalten, um im Texte nicht immer Rücksicht auf eine Reihe von Arbeiten nehmen zu müssen. Ich hoffte dadurch eine einheitlichere Darstellung geben zu können. Auch erlaubte ich mir an die Besprechung einzelner Arbeiten, wenn ich die Objecte selbst controliren konnte, kleine kritische Bemerkungen zu machen.

Digitized by Google

Herrn Prof. Dr. V. v. Ebner, dem Vorstande des Grazer histologischen Instituts, sage ich an dieser Stelle Dank für die grosse Freundlichkeit, die mir mein geehrter Lehrer während des zweijährigen Arbeitens in seinem Laboratorium zu Theil werden liess.

Graz, im April 1886.

Literatur.

No. 1. 1837. J. Henle, Symbolae ad anatomiam vill. intest. Berlin.

„ 2. 1843. Gruby et Delafond, Results des recherches faites sur l'anatomie etc. Comptes rendus. Bd. XVI.

„ 2. 1846. Frerichs, Artikel Verdauung in Wagner's Handwörterbuch. Bd. III. Abth. I. p. 854.

„ 4. 1851. F. Leydig, Ueber die Haut einiger Süsswasserfische. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. III.

„ 5. 1852. Derselbe, Beiträge zur mikrosk. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig.

„ 6. 1853. Derselbe, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin.

„ 7. 1854. A. Kölliker, Mikrosk. Anatomie. Bd. II. Leipzig.

„ 8. 1854. Derselbe, Histologische Studien, angestellt an einer Selbstmörderin. Würzburger Verhandlungen. Bd. IV.

„ 9. 1856. Derselbe, Nachweis eines besonderen Baues der Cylinderzellen des Dünndarms, der zur Fettresorption in Bezug zu stehen scheint. Würzburger Verhandlungen. Bd. VI.

„ 10. 1857. J. Brettauer und S. Steinach, Untersuchungen über das Cylinderepithelium der Darmzotten und seine Beziehung zur Fettresorption. Moleschott's Untersuchungen. Bd. III.

„ 11. 1857. F. Leydig, Lehrbuch der Histologie. Frankfurt a. M.

„ 12. 1859. Donders, Physiologie des Menschen. Leipzig.

„ 13. 1860. Wiegandt, Untersuchungen über das Dünndarmepithelium und dessen Verhältniss zum Schleimhautstroma. Diss. Dorpat.

„ 14. 1860. A. Kölliker, Histologisches über Rhinocryptis (Lepidosiren) annectens. Würzb. naturw. Zeitschr. Bd. I.

„ 15. 1862. M. Schultze, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut etc. Halle.

„ 16. 1862. J. Henle, Anatomie. Bd. II. Eingeweidelehre. p. 164 f.

„ 17. 1863. E. Oedmansson, Studier öfver epiteliernas byggnad. Utdrag ur bref, meddeladt af Prof. E. A. Key. Nach Eimer (31).

„ 18. 1863. C. Gegenbaur, Ueber Drüsenzellen in der Lungenschleimhaut bei Amphibien. Reichert's Archiv.

Digitized by Google

No. 19. 1864. Dönitz, Ueb. d. Schleimhaut d. Darmcanals. Reichert's Archiv.
„ 20. 1866. Derselbe, Ueber die Darmzotten. Reichert's Archiv.
„ 21. 1866. J. A. Fles, Onderzoekingen over de histologische Zamenstelling der vlokjes van het Darmcanal. Utrecht. Nach Eimer (31).
„ 22. 1866. L. Letzerich, Ueber die Resorption der verdauten Nährstoffe (Eiweisskörper und Fette) im Dünndarm. Virchow's Archiv. Bd. XXXVII.
„ 23. 1867. J. Sachs, Zur Kenntniss der sogenannten Vacuolen oder Becherzellen im Dünndarm. Virchow's Archiv. Bd. XXXIX.
„ 24. 1867. C. Erdmann, Beobachtungen über die Resorptionswege in der Schleimhaut des Dünndarms. Diss. Dorpat.
„ 25. 1867. C. Arnstein, Ueber Becherzellen und ihre Beziehung zur Fettresorption und Secretion. Virchow's Archiv. Bd. XXXIX.
„ 26. 1867. L. Letzerich, Ueber die Resorption verdauter Nährstoffe (Eiweisskörper und Fette im Dünndarm). Virchow's Archiv. Bd. XXXIX.
„ 27. 1867. Knauff, Das Pigment der Respirationsorgane. Virchow's Archiv. Bd. XXXIX.
„ 28. 1867. F. E. Schulze, Epithel- und Drüsenzellen. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. III.
„ 29. 1867. H. Oeffinger, Einige Bemerkungen über die sogenannten Becherzellen. Reichert's Archiv.
„ 30. 1867. Th. Eimer, Zur Fettresorption und zur Entstehung der Schleim- und Eiterkörperchen. Virchow's Archiv. Bd. XXXVIII.
„ 31. 1867. Th. Eimer, Zur Geschichte der Becherzellen, insbesondere derjenigen des Darmcanals. Diss. Berlin.
„ 32. 1867. A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre. Leipzig.
„ 33. 1867. Th. Eimer, Zur Becherfrage. Virchow's Archiv. Bd. XL.
„ 34. 1867. E. Fries, Ueber die Fettresorption und die Entwicklung der Becherzellen im Dünndarm. Virchow's Archiv. Bd. XL.
„ 35. 1867. Lipsky, Beiträge zur Kenntniss des feineren Baues des Darmcanals. Sitzungsber. der Wiener Academie. Bd. LV, Abth. I.
„ 36. 1868. F. Leydig, Ueber Organe eines sechsten Sinnes. Nova acta Acad. Leop. Carol. Bd. XXXIV.
„ 37. 1868. Th. Eimer, Ueber Becherzellen. Virchow's Archiv. Bd. XLII.
„ 38. 1868. Rabl-Rückhardt, Einiges über Flimmerepithel und Becherzellen. Reichert's Archiv.
„ 39. 1872. F. Leydig, Zur Kenntniss der Sinnesorgane der Schlangen. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. VIII.
„ 40. 1873. 1874. C. Heitzmann, Untersuchungen über das Protoplasma. I., II., III., IV., V. Sitzungsber. der Wiener Academie. Abth. III. Bde. LXVII u. LXVIII.
„ 41. 1873. P. Langerhans, Ueber die Haut der Larve von Salamandra mac. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. IX.

Digitized by Google

No. 42. 1874. C. Kupffer, Die Speicheldrüsen von Periplaneta (Blatta) orientalis und ihr Nervenapparat. (Aus „Beiträge zur Anatomie und Physiologie als Festgabe für C. Ludwig". Leipzig.)

„ 43. 1875. Derselbe, Ueber Differenzirung des Protoplasma in den Zellen der thierischen Gewebe. Schriften des natur. Vereins für Schleswig-Holstein. Bd. I.

„ 44. 1876. F. Leydig, Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XII.

„ 45. 1875 u. 1877. L. Ranvier, Traité technique d'Histologie. Paris, und deutsche Uebersetzung von Nicati und von Wyss. Leipzig.

„ 46. 1875. C. Frommann, Zur Lehre von der Structur der Zellen. Jenaische Zeitschr. Bd. IX.

„ 47. 1876. F. Leydig, Die Hautdecke und Schale der Gastropoden, nebst einer Uebersicht der einheimischen Limacinen. Archiv f. Naturgeschichte. Bd. II.

„ 48. 1876. H. Leboucq, Recherches sur le développment et la terminaison des nerfs chez les larves des batraciens. Bulletins de l'academie royale de Belgique. Tom. XLI.

„ 49. 1876. A. Foettinger, Recherches sur la structure de l'épiderme des Cyclostomes etc. Bulletins de l'academie royale de Belgique. Tom. XLI.

„ 50. 1877. L. Edinger, Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes nebst Bemerkungen zur Phylogenese der Drüsen des Darmrohres. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XIII.

„ 51. 1877. Derselbe, Die Endigung der Hautnerven bei Pterotrachea. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XIV.

„ 52. 1877. C. Partsch, Beiträge zur Kenntniss des Vorderdarmes einiger Amphibien und Reptilien. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XIV.

„ 53. 1878. W. Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zellen und ihrer Lebenserscheinungen. Archiv f. mikrosk. Anrtomie. Bd. XVI.

„ 54. 1878. E. Klein, Observations on the structure of cells and nuclei. Quart. journal of micr. science. Vol. XVIII.

„ 55. 1879. O. Hebold, Ein Beitrag zur Lehre von der Secretion und Regeneration der Schleimzellen. Diss. Bonn.

„ 56. 1879. W. Pfitzner, Die Leydig'schen Schleimzellen in der Epidermis der Larve von Salamandra maculosa. Diss. Kiel.

„ 57. 1879. E. Klein, Observations on the structure of cells and nuclei. II. Quart. journal of micr. science. Vol. XIX.

„ 58. 1879. O. Drasch, Die physiologische Regeneration des Flimmerepithels der Trachea. Sitzungsberichte der Wiener Academie. Bd. LXXX. Abth. III.

„ 59. 1879. C. Frankenhäuser, Untersuchungen über die Tracheo-Bronchialschleimhaut. Diss. Dorpat.

Digitized by Google

No. 60. 1879. F. Leydig, Neue Beiträge zur anatomischen Kenntniss der Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische. Festschrift der naturforsch. Gesellschaft zu Halle.

„ 61. 1880. W. Pfitzner, Die Epidermis der Amphibien. Morphologisches Jahrbuch. Bd. VI.

„ 62. 1880. W. Flemming, Ueber Epithelregeneration und sogenannte freie Kernbildung. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XVIII.

„ 63. 1880. Ph. Stöhr, Ueber das Epithel des menschlichen Magens. Würzburger Verhandlungen. N. F. Bd. XV.

„ 64. 1881. O. Drasch, Zur Frage der Regeneration des Trachealepithels mit Rücksicht auf die Karyokinese und die Bedeutung der Becherzellen. Sitzungsber. der Wiener Academie. Bd. LXXXIII. Abth. III.

„ 65. 1881. A. Kölliker, Zur Kenntniss des Baues der Lunge des Menschen. Würzburger Verhandlungen. N. F. Bd. XVI.

„ 66. 1882. E. Klein, On the lymphatic system and the minute structure of the salivary glands and pancreas. Quarterly journ. of micr. science. Vol. XXIII.

„ 67. 1882. W. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig.

„ 68. 1882. C. Waller und G. Björkman, Studien über den Bau der Trachealschleimhaut mit besonderer Berücksichtigung des Epithels. (Aus „Biologische Untersuchungen“, herausgegeben von G. Retzius. Stockholm 1882.)

„ 69. 1882. V. Patzelt, Ueber die Entwicklung der Dickdarmschleimhaut. Sitzungsber. der Wiener Academie. Bd. LXXXVI. Abth. III.

„ 70. 1883. R. Heidenhain, Cap. Schleimdrüsen. Hermann's Handbuch der Physiologie. Bd. V. Theil I. pag. 21 f.

„ 71. 1883. v. Wittich, Physiologie der Aufsaugung, Lymphbildung und Assimilation. Hermann's Handbuch der Physiologie. Bd. V. Theil II. pag. 280 f.

„ 72. 1883. B. Haller, Studien über marine Rhipidoglossen. Morphologisches Jahrbuch. Bd. IX.

„ 73. 1884. C. Frommann, Untersuchungen über Structur, Lebenserscheinungen und Reactionen thierischer und pflanzlicher Zellen. Jenaische Zeitschrift. Bd. XVII. N. F. Bd. X.

„ 74. 1884. P. Schiefferdecker, Zur Kenntniss des Baues der Schleimdrüsen. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXIII.

„ 75. 1884. J. H. List, Ueber Becherzellen im Blasenepithel des Frosches. Sitzungsberichte der Wiener Academie. Bd. LXXXIX. Abth. III.

„ 76. 1884. J. H. List, Das Cloakenepithel von Scyllium canicula. Sitzungsberichte der Wiener Academie. Bd. XC. Abth. III.

„ 77. 1884. Th. Eimer, Neue und alte Mittheilungen über Fettresorption im Dünndarm und Dickdarm. Biolog. Centralblatt. Bd. IV.

„ 78. 1884. Ph. Stöhr, Ueber Schleimdrüsen. Würzb. Verhandl. Jhrg. 1884.

Digitized by Google

No. 79. 1884. **Paulicki**, Ueber die Haut des Axolotls. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXIV.

„ 80. 1885. **J. Bizzozero** und **G. Vassale**, Ueber den Verbrauch der Drüsenzellen der Säugethiere in erwachsenen Drüsen. I. Mittheilung. Centralblatt für die med. Wissenschaften. No. 4. II. Mittheilung. Ebenda. No. 11.

„ 81. 1885. **J. H. List**, Ueber einzellige Drüsen (Becherzellen) im Cloakenepithele der Rochen. Zoolog. Anzeiger. Jhrg. VIII. No. 186.

„ 82. 1885. **Derselbe**, Ueb. einzellige Drüsen (Becherzellen) in der Oberhaut von Torpedo marmorata. Zoolog. Anzeiger. Jhrg. VIII. No. 198.

„ 83. 1885. **F. Leydig**, Zelle nnd Gewebe. Bonn.

„ 84. 1885. **J. H. List**, Untersuchungen über das Cloakenepithel der Plagiostomen. I. Theil. Das Cloakenepithel der Rochen. Sitzungsberichte der Wiener Academie. Bd. XCII. Abth. III.

„ 85. 1885. **Derselbe**, Ueber einzellige Drüsen (Becherzellen) im Blasenepithele der Amphibien. Biolog. Centralblatt. Bd. V. No. 12.

„ 86. 1885. **M. Holl**, Ueber das Epithel in der Mundhöhle von Salamandra maculata. Sitzungsberichte der K. Acad. der Wiss. math. nat. Classe. Bd. XCII. Abth. III.

„ 87. 1886. **J. H. List**, Ueber den Bau, die Secretion und den Untergang von Drüsenzellen. Biolog. Centralblatt. Bd. V. No. 22.

„ 88. 1886. **Derselbe**, Ueber Becherzellen und Leydig'sche Zellen. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXVI.

„ 89. 1886. **Derselbe**, Untersuchungen über das Cloakenepithel der Plagiostomen. II. Theil. Das Cloakenepithel der Haie. Sitzungsberichte der Wiener Academie. Bd. XCII. Abth. III.

Nachtrag.

„ 90. 1867. **M. Schultze**. Ueber secernirende Zellen in der Haut von Limax. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. III.

„ 91. 1868. **R. Heidenhain**, Beiträge zur Lehre von der Speichelsecretion. Studien des physiolog. Instituts zu Breslau.

„ 92. 1869. **F. Boll**, Beiträge zur vergleichenden Histiologie des Molluskentypus. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. V. Supplement.

„ 93. 1870. **W. Flemming**, Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. VI.

„ 94. 1870. **R. Heidenhain**, Untersuchungen über den Bau der Labdrüsen. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. VI.

„ 95. 1872. **Th. Eimer**, Weitere Nachrichten über den Bau des Zellkerns. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. VIII.

„ 96. 1875. **Biedermann**, Untersuchungen üb. d. Magenepithel. Sitzungsberichte d. Wiener Academie. Bd. LXXI. Abth. III.

„ 97. 1877. **Lavdowsky**, Zur feineren Anatomie und Physiologie der Speicheldrüsen, insbesondere der Orbitaldrüse. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XIII.

Digitized by Google

No. 98. 1877. Pestalozzi, Beitrag zur Kenntniss des Verdauungscanals von Siredon pisciformis. Diss. Würzburg. (Mir nicht zugänglich.)

„ 99. 1879. J. Machate, Untersuchungen über den feineren Bau des Darmcanals von Emys europaea. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII.

„ 100. 1880. E. van Beneden, Recherches sur l'embryogénie du lapin. Arch. de Biologie. Vol. I.

„ 101. 1881. Ch. Livon, Recherches sur la structure des organes digestifs des Poulpes. Journal de l'anatomie et de la physiologie. Tom. XVII.

„ 102. 1886. L. Merk, Ueber die Schleimabsonderung an der Oberhaut der Forellenembryonen. Sitzungsber. der Wiener Academie. Bd. XCIII. Abth. III.

Historische Uebersicht [1]).

Dass man die Becherzellen im Darmepithel zuerst beobachtete, erklärt sich leicht dadurch, dass der Darm schon frühzeitig Gegenstand eifriger histologischer Untersuchungen seitens der Anatomen und Physiologen war, und gerade hier die in Rede stehenden Gebilde oft so massenhaft zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen vorkommen, dass sie bald auffallen mussten.

Unter den deutschen Anatomen ist wohl Henle (1) derjenige, der zuerst die Becherzellen als von den übrigen Epithelzellen sich unterscheidende Gebilde beschrieben und abgebildet hat. Seine „Vesicula limpida“ etc. sind nichts anderes, als die zwischen den Cylinderzellen der Darmzotten vorkommenden Becherzellen.

Eine weitere Mittheilung machten Gruby und Delafond (2). Sie beobachteten zwischen den gewöhnlichen Cylinderzellen des Darmes die fraglichen Gebilde als oben erweiterte Zellen, welche zwischen den übrigen Zellen köpfchenförmig vorragten (wahrscheinlich sahen sie häufig Pröpfe hervorragen, welche sie von der übrigen Zelle getrennt nicht beobachten konnten) und nannten sie deshalb „Epithelium capitatum“ als vom übrigen Epithel wesentlich verschiedene Gebilde.

---

1) Ich berücksichtigte in der folgenden Darstellung nur die auf Becher- oder Leydig'sche Zellen bezüglichen Stellen der betreffenden Arbeiten. Ich benützte bei der Zusammenstellung, besonders der älteren Literatur, Th. Eimer's Arbeit (No. 31 des Literaturverzeichnisses), die mir wesentliche Dienste leistete.


Digitized by Google

Auch Frerichs (3) beobachtete die Becherzellen des Darmes, hielt sie aber für gewöhnliche, entleerte, Cylinderzellen.

F. Leydig, der unermüdliche Forscher auf dem Gebiete der thierischen Histologie, beobachtete zuerst in der Haut einiger Süsswasserfische (4) die von ihm sogenannten „Schleimzellen" [1]. Auf p. 2 f. sagt er: „Neben den charakteristischen Zellen, welche an manchen Orten, z. B. an den Lippen, die Oberhaut ganz zusammensetzen, finden sich noch bei allen Fischen, in besonderer Entwicklung aber bei den sehr schlüpfrigen (Tinca, Cottus, Lotta etc.) Zellen vor, welche ich Schleimzellen nennen möchte, weil sie hauptsächlich die glatte, schlüpfrige, Beschaffenheit der Fischhaut verursachen. Die kleinsten übertreffen die gewöhnlichen Oberhautzellen um Weniges im Umfang; die grössten aber, wie sie beim Aal, bei der Schleie, Aalruppe u. s. w. gesehen werden, sind grosse mit einem feinkörnigen oder auch ganz hellen Inhalt versehene Blasen. Sie sind nichts Anderes, als besonders entwickelte, mit einem zähen Fluidum gefüllte, Oberhautzellen. In einem gewissen Stadium mögen sie wohl platzen und ihren Inhalt entleeren, wenigstens weist ihr Aussehen bei Leuciscus Dobula darauf hin, wo die oberflächlichst gelegenen ein oder mehrere Löcher bekommen, die durch Vergrösserung oder Zusammenfliessen die Zelle in ein schüsselförmiges Körperchen verwandeln."

Was die mehreren Löcher anbelangt, so hat Leydig entschieden Vacuolen, die oft täuschend Löchern ähnlich sehen, für solche gehalten.

In einer folgenden Arbeit (5) beschreibt Leydig die Schleimzellen aus der Rachenschleimhaut der Plagiostomen. „Sie erscheinen als rundliche, 0,0135—0,0270''' grosse Zellen (Torpedo, Hexanchus), in deren Innerem sich ein Bläschen, gefüllt mit eiweissartiger Substanz, entwickelt hat, wodurch der Kern der Zelle seitlich an die Wand gedrängt worden ist. Die Zelle mag wohl später sich öffnen oder platzen und das Secret frei werden lassen, auch hat die Rachenschleimhaut der Plagiostomen dieselbe schlüpfrige Beschaffenheit, wie sie in der Haut der Süsswasserfische durch diese Schleimzellen verursacht wird."

---

1) Dass die von Leydig hier als Schleimzellen beschriebenen Gebilde die später sogenannten Kolbenzellen sind, gibt er in einer neueren Arbeit (60) selbst zu.


Digitized by Google

Leydig beobachtete die in der Rachenschleimhaut der Plagiostomen häufig vorkommenden Becherzellen, die er mit Schleimzellen identificirte.

In einer anderen Arbeit (6) erwähnt Leydig die Schleimzellen in der Oberhaut des Störes.

Kölliker (7) bemerkte an den Cylinderzellen des Darmes oft Oeffnungen, aus welchen der Inhalt nach und nach hervortritt. Ohne Zweifel sah er hier normale Becherzellen.

Gelegentlich der Untersuchung der Leiche einer Selbstmörderin (8) konnte derselbe Forscher an den Cylinderzellen des Darmes keine Oeffnungen finden; „nach ihm ist der Inhalt der Cylinderzellen des Darmes Schleim."

In einer weiteren Arbeit (9) sagt Kölliker, nachdem er die Cylinderzellen des Darmes ausführlicher besprochen hat: „Sehr häufig trifft man im ganz frischen Dünndarm, aber auch im Magen und Dickdarm, unter den gewöhnlichen Cylindern in verschiedener Menge anders aussehende Zellen, welche offenbar schon von Gruby und Delafond gesehen und von ihnen Epithelium capitatum genannt wurden." Kölliker fand auch Andeutungen von Oeffnungen an diesen Zellen. Nach ihm sind dies nichts anderes, als geborstene, zusammengefallene und in Regeneration begriffene Zellen. Die Zellen erhalten zwei Kerne, bersten und entleeren den einen Kern mit einem Theil des Inhaltes, der Rest wird durch die benachbarten Zellen comprimirt und regenerirt sich wieder zu einer gewöhnlichen Zelle, wobei innerhalb der Zelle ein Stoffwechsel statt zu haben scheint, wie in einer embryonalen Zelle, daher der undurchsichtige, körnige, fettartige Inhalt.

J. Brettauer und S. Steinach (10) beobachteten nach 12- bis 18stündiger Behandlung von Darmstücken nüchterner Hunde in einer verdünnten Lösung von phosphorsaurem Natron neben aufgequollenen Epithelzellen auch Zellmäntel, deren spitz zulaufendes Ende das Licht gewöhnlich stärker brach, als der obere Theil. Die Oeffnung war rein gezeichnet, glatt, durchaus nicht gerissen. Auf der beigegebenen Tafel Fig. 6 bilden sie entschieden normale Becherzellen ab.

In seiner Histologie (11) behandelt Leydig die Schleimzellen[1]) eingehender. Er sagt (p. 96 f.): „Ein mehrfaches Interesse

1) Ich behalte hier den Ausdruck Schleimzellen bei, da Leydig sehr verschiedene Gebilde damit bezeichnete.


Digitized by Google

dürften die von mir Schleimzellen genannten Gebilde beanspruchen, die bei gewissen constant im Wasser lebenden Wirbelthieren zwischen den gewöhnlich rundlichen oder abgeplatteten Oberhautzellen gefunden werden. Ich kenne sie von vielen Teleostiern, Ganoiden, vermisse sie in der Epidermis der Plagiostomen und Chimären, unter den Batrachiern wurden sie beobachtet beim Proteus und den Larven des Landsalamanders. Die kleinsten übertreffen (bei Knochenfischen) die ordinären Oberhautzellen nur um weniges, die grössten aber, wie sie an ungewöhnlich schlüpfrigen Fischen (Aal, Schleie, Aalruppe) auffallen, sind bedeutende, mit einem zähen, körnigen, oder auch ganz hellen Fluidum gefüllte, Blasen. Das Secret scheint sich durch ein allmähliches Platzen der Zelle zu entleeren, wenigstens glaube ich (bei Leuciscus Dobula) gesehen zu haben, dass die oberflächlichst gelegenen Zellen ein oder mehrere Löcher bekommen, die durch Vergrösserung oder Zusammenfliessen die Zelle in ein schüsselförmiges Körperchen verwandeln. Einen weiteren Aufschluss über die Natur dieser Gebilde gibt die Beobachtung, dass bei Polypterus die Schleimzellen aus der rundlichen in die birnförmige Gestalt übergehen, das zugespitzte Ende nach der freien Seite der Epidermis gerichtet, und da es auch hier mitunter den Anschein hat, als ob die Zellen an dieser Seite geplatzt wären und sich dadurch in einen flaschenförmigen Körper verwandelt hätten, so werden sie dadurch gewissen einzelligen Drüsen der Wirbellosen (Piscicola, Clepsine u. a.) sehr ähnlich. Beim Proteus sah ich, dass das körnlich-grümliche Secret der Schleimzellen in einem besonderen Secretbläschen bereitet wurde."

F. C. Donders (12) beobachtete auch im Darmepithele oben offene Zellen; er glaubt, dass die Kerne der Cylinderepithelzellen, welche die Dünndarmzotten bedecken, mitunter durch Dehiscenz der Membran nach aussen treten, ohne dass die Zelle selbst abgestossen wird. Er erwähnt auch, dass nach Heidenhain die Epithelzellen in offenem Zusammenhange mit Zellen des subepithelialen Gewebes stehen und in Verbindung mit diesem ein System mit vollständigen Wandungen versehener Hohlgänge bilden.

Wiegandt (13) beobachtete das Platzen von Cylinderzellen im Darme. Nach Entleerung des Inhaltes kann man in die am Basalende jetzt offene Zelle hineinsehen. Die Ränder der Oeffnungen sind zuweilen glatt und rein gezeichnet, häufiger fand er

Digitized by Google

jedoch am Rande noch Reste der Basalmembran. Die leeren Zellmäntel, die Wiegandt beschreibt, waren nichts anderes als Becherzellen.

A. Kölliker beschrieb aus der Epidermis von Lepidosiren (14) einzellige Drüsen: „Auf Flächenansichten erkennt man dieselben leicht als helle rundliche Flecken von 0,02—0,04‴ mittlerer Grösse, neben welchen jedoch auch kleinere bis zu 0,01‴ herab und grössere bis zu 0,05‴ vorkommen. Die wahre Gestalt dieser Gebilde ist jedoch nur an Längsschnitten wahrzunehmen, an denen sie als einfach flaschenförmige Säckchen erscheinen, deren grösserer bauchiger Theil die mittleren Lagen der Epidermis einnimmt und nahe bis an das untere Ende derselben herabreicht, während der kurze trichterförmige Hals zwischen den oberflächlichsten Zellen sich befindet und mit den erwähnten rundlichen Mündungen nach aussen sich öffnet. Dass diese Säckchen einfach vergrösserte Epidermiszellen sind, ist sicher und erkennt man an ihnen, wenn man sie isolirt, deutlich eine structurlose Membran von mässiger Stärke und auch einen im Grunde derselben gelagerten wandständigen Zellenkern von 0,005—0,01‴ Grösse. Ueber den sonstigen Inhalt geben leichtbegreiflich Spirituspräparate keinen geeigneten Aufschluss. Alles, was ich sah, war, dass der Zellenkern von einer feingranulirten unregelmässigen Masse umlagert war, von welcher aus wie feine, verästelte und anastomosirende Strömchen in die oberen Theile der Säckchen übergingen, um dann allmählich einem ganz hellen Inhalte Platz zu machen, ein Befund, den ich nicht weiter deuten will.“ Kölliker fand diese einzelligen Drüsen in der Epidermis dieses Thieres in erstaunlicher Menge. Er stellt sie mit den von Leydig entdeckten Schleimzellen in eine Abtheilung, bemerkt aber ausdrücklich, dass sie sich durch das Vorkommen einer Oeffnung von allen bisher bekannten ähnlichen Gebilden wesentlich unterscheiden.

M. Schultze (15) beobachtete im Geruchsorgane des Hechtes im Epithele kuglige Blasen, welche zum Theile Oeffnungen hatten; ebenso beschreibt er Schleimzellen aus dem Geruchsorgane der Plagiostomen. Nach ihm enthalten diese sogenannten Schleimzellen wenig körniges Plasma, werden durch Essigsäure ganz hell, so dass nur Spuren einer feinen Granulirung zurückbleiben; sie zeigen in Essigsäure einen kleinen, körnigen, der Wandung eng anliegenden Kern. In dünnen Chromsäurelösungen, in welchen die

Digitized by Google

Cylinderzellen und Schleimzellen sich leicht isoliren liessen, fanden sich auch aufgebrochene, an der freien Seite mit einer weiten Oeffnung versehene Schleimzellen, diese ohne Plasma und Kern.

Das, was Schultze als Schleimzellen beschreibt, stimmt so mit dem Bau der Becherzellen überein, dass ich, obwohl ich die betreffenden Objecte nicht speciell untersucht habe, doch nicht zweifle, dass es solche Becherzellen sind, wie man sie auch in der Cloake der Plagiostomen reichlich finden kann.

J. Henle (16) gibt bei der Beschreibung des Darmepitheles (p. 164 f.) Folgendes an: „Im Darm frisch getödteter Thiere findet man zwischen diesen eigentlichen Epithelialcylindern vereinzelte, in grösserer oder geringerer Zahl mehr oder minder regelmässig zerstreute Körperchen, die sich in der Flächenansicht wie helle, glänzende Kugeln zwischen den mattkörnigen und polygonalen Endflächen der Cylinder ausnehmen, in der Profilansicht zuweilen über die letzteren hervorragen. Sie sind bauchigen Trinkgläsern oder dem Kelch sogenannter Römer ähnlich gestaltet, meistens etwas breiter, als die Epithelialcylinder, die verengte kreisförmige Mündung gegen die Darmhöhle gerichtet; an dem der Mündung gegenüberliegenden Grund schliesst sich bald nur ein schmaler körniger Saum, bald eine Art Stiel, welche in Form und körniger Beschaffenheit dem spitzen Ende der Epithelialcylinder gleicht und nicht selten auch einen Kern enthält. Zuweilen ist die ganze Wand des becherförmigen Theils grobkörnig, so dass diese Körperchen im Profil dunkler aussehen, als die eigentlichen Epithelialcylinder. Ich muss es unentschieden lassen, ob jene Körper umgewandelte Epithelialcylinder oder Formelemente eigener Art sind."

Oedmansson (17)[1]) fand bei Untersuchung des Epithels der Mundhöhle und des Schlundes beim Frosche zwischen den gewöhnlichen Flimmerepithelzellen flaschenförmige Zellen, welche mit einer Oeffnung versehen waren, die besonders nach Behandlung mit Argent. nitric. deutlich hervortrat; er erwähnt ferner die regelmässige Anordnung derselben zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen. Auch bemerkte er an den frisch isolirten flaschenförmigen Zellen entweder nur einen oder zwei bis drei, zuweilen an vier bis fünf Kerne, welche in einer gewissen Entfernung vom freien Ende gewöhnlich zusammenliegen. In den flaschenförmigen Zellen

1) Nach Th. Eimer (31).

Digitized by Google

sah er auch oft runde, helle, bisweilen fettglänzende Körper, welche bei gelindem Drucke auf das Deckglas sehr leicht aus der Zelle traten.

Auch aus dem Darmepithel verschiedener Wirbelthiere beschreibt Oedmansson die flaschenförmigen Zellen und beobachtete nach Silberbehandlung die regelmässige Anordnung derselben zwischen den Cylinderzellen. Er neigt der Ansicht zu, dass die flaschenförmigen Zellen sich nicht aus Cylinderzellen bilden, da sie zu sehr verschieden seien. Ob Uebergangsformen zwischen Cylinderzellen und flaschenförmigen Zellen vorkämen, bleibe zukünftiger Untersuchung überlassen.

Aus Allem geht hervor, dass Oedmansson für die Auffassung der flaschenförmigen Zellen als selbständige Gebilde geneigt ist.

In einer Anmerkung zu der Arbeit von Oedmansson macht A. Key Mittheilungen über flaschenförmige Zellen in der unteren Zungengegend des Frosches. Er vermuthet, es seien diese flaschenförmigen Zellen Endbildungen von Nerven; er fand nämlich an den flaschenförmigen Zellen lange bis zum nervenreichen Bindegewebe reichende Fortsätze, und manchmal sah er auch Nervenfasern gegen die Oberfläche ziehen. Gegen diese Deutung sprächen aber die Befunde Oedmansson's, nach welchen in den flaschenförmigen Zellen Kerntheilungen vorzukommen scheinen.

C. Gegenbaur (18) fand im Epithel des Balkennetzes der Lungen von Amphibien zwischen den Flimmerzellen Zellen, in deren Grundsubstanz zahlreiche Körnchen eingelagert waren. Gegenbaur glaubt, dass diese Körnchen eine Bedeutung für die Lungenschleimhaut haben und sieht jene Zellen als besondere Absonderungsorgane, als Secretionsapparate an. Mit der Entleerung sollen diese Zellen nicht untergehen.

Nach Gegenbaur hat der untere Theil der Zelle homogenes Protoplasma, der obere ist körnchenhaltig; der untere ist durch einen engen Hals vom oberen geschieden und enthält auch den Kern.

Der tiefere Zellabschnitt soll nach Gegenbaur eine längere Existenz haben, als der obere. Dadurch, dass die Zellen nicht auf einmal ihren Inhalt ausstossen, sondern öfter secerniren können, stellt er sie zwischen gewöhnlichen Secretzellen vieler Drüsen und einzelligen Drüsen der Wirbellosen. Ferner setzt sie Gegenbaur mit den Leydig'schen Zellen in Parallele.

W. Dönitz (19) äussert sich bei Beschreibung der „Zell-

Digitized by Google

mäntel“ (nach Brettauer und Steinach) aus dem Darmepithel folgendermaassen: „Die Gestalt dieser Körper mag mit Weingläsern verglichen werden, deren Fuss abgebrochen ist. An der Stelle, wo der Fuss des Glases sich ansetzen würde, findet sich mitunter ein kernartiger Körper in ihnen vor, zu dessen Seiten ein wenig granulirte Masse zu liegen pflegt. Häufig jedoch scheint jegliche Spur des ursprünglichen fein granulirten Inhaltes zu fehlen, indem das ganze Gebilde durchaus hyalin aussieht. Der Rand dieser Trinkgläser, sowie die Stelle, an welcher man sich den Fuss zu denken haben würde, sieht nicht selten zerschlitzt aus und macht den Eindruck, als ob hier etwas abgerissen wäre“; ferner „der untere Theil der Zelle scheint gänzlich zu fehlen, denn diese Gebilde sind etwa um die Hälfte kleiner als normale Zellen, und wenn ein Kern vorhanden ist, so liegt er am spitzen Ende dieser Körper, während er in normalen Zellen etwa die Mitte einnimmt.“

Dönitz glaubt weiters die Ursache des Auftretens dieser becherförmigen Körper in einer Diffusion suchen zu müssen, da er sowohl mit einer 5%igen Lösung phosphorsauren Natrons als auch mit Wasser ein massenhaftes Auftreten von Becherzellen beobachtete. Er erklärt deshalb die Becherzellen als Kunstproducte.

In einer weiteren Arbeit (20) erklärt Dönitz die „Vacuolen“ Letzerich's (siehe unten) für geborstene Zellen und da man sie häufig im Darmschleim findet, so sind sie nichts anderes als abgeplattete Epithelzellen, die behufs Regeneration der Schleimhaut ausgestossen wurden.

J. A. Fles[1]) (21) beobachtete die Becherzellen im Darmepithele. Im Profile erinnern sie an dickbäuchige Weingläser; manche waren mit einem Kerne versehen, andere hatten Inhalt und Kern verloren. Fles hält diese Zellen für Epithelzellhüllen.

Mit L. Letzerich's Arbeit (22) beginnen die Becherzellen, namentlich des Darmcanales, in lebhafte Discussion seitens der Anatomen und Physiologen gezogen zu werden.

Nach Letzerich gehen die zwischen den Cylinderzellen vorhandenen rundlich birnförmigen Gebilde (Becherzellen), die er „Vacuolen“ (Hohlkörper) nennt, und die bei verschiedenen Thieren verschiedene Gestalt haben, in deutlich contourirte Schläuche über,

---

1) Nach Th. Eimer (31).

Digitized by Google

welche unter dem Epithel, im Bindegewebe der Zotte, ein weitmaschiges Netz bilden.

Nach Fütterungsversuchen, die Letzerich in grosser Menge anstellte, fand derselbe nun stets in den Vacuolen und in ihren schlauchförmigen Fortsätzen Fett massenhaft angesammelt. Nach ihm sind diese Vacuolen nichts anderes als Resorptionsorgane und er schliesst nun folgendermaassen: „Aus all den angeführten Versuchen geht hervor, dass die physiologische Fettresorption im Darmcanal einzig und allein durch die zwischen den Epithelzellen beginnenden, nach dem Darmlumen zu offenen, Resorptionsorgane vermittelt wird. Durch die Cylinderzellen geht niemals Fett in die Säftemasse des Körpers über. Es finden sich überhaupt nur dann Fettmolekel in den Zellen, wenn abnorme, unnatürlich grosse Fettmassen verfüttert worden sind, wobei die Zellen in einen pathologischen Zustand übergeführt werden."

Auch die Eiweisskörper werden nach Letzerich durch die Resorptionsorgane aufgenommen.

Letzerich's Resorptionstheorie und Erklärung der Becherzellen (Vacuolen) für Resorptionsorgane rief eine Reihe von Untersuchungen hervor, die wohl alle darin übereinstimmen, dass Letzerich's Erklärung jeder Grundlage entbehre und absolut unhaltbar sei.

Mit F. E. Schulze's umfassender Untersuchung (28) beginnt für die Kenntniss der Becherzellen eine neue Periode. Schulze[1]) fand Becherzellen in der Oberhaut der Fische und Amphibien, im Darmcanal aller Wirbelthierklassen und im Respirationscanal der durch Lungen athmenden Wirbelthiere. Er beschrieb eine Formenmannigfaltigkeit der Becherzellen, wie man sie vor ihm kaum ahnte.

Was die Becherzellen in der Oberhaut der Fische und Amphibien betrifft, so beschreibt sie Schulze als Gebilde von rundlicher Gestalt, die sich durch ihre glatte Oberfläche und ihre grosse Helligkeit auszeichnen. An denselben kann man stets eine dunklere, trübere, gewöhnlich feinkörniges Aussehen zeigende, und

1) F. E. Schulze führte den Ausdruck Becherzellen zuerst in die Wissenschaft ein. Centralblatt für die med. Wissenschaften. No. 11. 1866.


Digitized by Google

eine grössere hellere Parthie unterscheiden. In dem feinkörnigen Theile erkennt man sehr häufig einen bläschenförmigen Kern, und wo selbst ein solcher nicht deutlich zu sehen ist, lässt sich an der Stelle ein länglicher, gewöhnlich stärker lichtbrechender Körper bemerken, welcher das Ansehen eines veränderten, solidirten Kernes besitzt. Er sieht deshalb die Gebilde als Zellen an, und benennt den oberen, hellen, aufgetriebenen Theil derselben Theca.

Ferner bemerkt Schulze, dass man von vornherein einen Unterschied in den in der Fischepidermis vorkommenden Becherzellen darin statuiren könne, dass bei einem Theile derselben die Theca völlig geschlossen ist, während bei den anderen in ihrer Membran eine rundliche, auffallend scharf begrenzte, Oeffnung von ziemlicher Grösse sich zeigt, welche sich stets an dem der kernhaltigen Parthie gegenüberliegenden Theile der Becherzelle befindet. Der Randsaum schien ihm ferner verdickt zu sein, und dieser fällt häufig dadurch noch mehr in die Augen, dass die Oeffnung am Ende eines rüsselförmigen oder Flaschenhalsähnlichen Fortsatzes der Theca sich befindet.

„In Bezug auf die äussere Form, fährt Schulze fort, findet man an unseren Zellen alle Uebergänge von der reinen Kugel bis zum rein ausgezogenen Cylinder, ausserdem aber noch hie und da ringförmige Einschnürungen, unregelmässige Aus- und Einbuchtungen, sowie Fortsätze verschiedener Art. Wenn auch in der Oberhaut einzelner Fischarten ziemlich charakteristische Formen vorkommen, so trifft man neben diesen doch auch stets andere, welche überall zu finden sind. Bleiben wir zunächst bei den Zellen mit geschlossener Theca, so treten uns hier kuglige und Ei-Formen in grosser Menge entgegen. Elemente der Art sind bald vollständig glatt und von gleichmässiger Wölbung, oder sie lassen an einer Seite, bei den länglichen Formen an einem der beiden Pole, entweder nur eine rundliche Ausbauchung, oder einen längeren, meistens conisch gebildeten Anfang erkennen, in welchem dann stets der Kern oder Kernrest mit dem feinkörnigen Protoplasma zu finden ist. Ein solcher Anfang kann in eine feine lange Spitze auslaufen oder mit einem stumpfen, unregelmässig begrenzten Ende aufhören.

Seltener als solche kugelähnliche sind hier langgezogene, cylindrische, Formen. Diese zeigen sich dagegen häufiger unter den mit einer Oeffnung versehenen Becherzellen, am entwickelt-

Digitized by Google

sten in der Oberhaut von Cobitis fossilis, wo ausserdem eine leichte seitliche Einziehung etwa in der Mitte der Cylinder beobachtet wird. Die häufig nicht unbeträchtliche Verlängerung des Endtheiles der Theca, an dessen Ende die Oeffnung selbst sich zu befinden pflegt, gibt der ganzen Zelle eine eigenthümliche Flaschenform. Indessen sitzt die Oeffnung nicht immer auf einem solchen Stiel der Theca, nicht selten sieht man auch Zellen, wo die Oeffnung in der gleichmässig gewölbten Wandung der Theca nur wie ein einfaches Loch erscheint. An dem der Mündung entgegengesetzten mit einem Kerne und dem etwa noch vorhandenen feinkörnigen Protoplasma versehenen Ende findet man gewöhnlich die nämliche Figuration wie bei den Zellen mit geschlossener Theca, nur sind ausgebildete Kerne und grössere Protoplasmamengen, sowie überhaupt längere Fortsätze hier relativ selten.

Die allen Becherzellen der Fischoberhaut zukommende Membran wird am deutlichsten erkannt an der Theca. Hier stellt sie eine zarte, aber, wie es scheint, ziemlich feste, bei starker Vergrösserung doppelt contourirt erscheinende, den übrigen Inhalt umschliessende, Lamelle dar, welche continuirlich übergeht in die äussere, nicht immer deutlich als Membran abgesetzte, Schicht des Protóplasma und Kern haltenden Zellentheiles. Der Inhalt der Theca erscheint im frischen Zustande als eine aus zahlreichen, mässig stark lichtbrechenden, matt glänzenden Körnchen und einer hellen, zähflüssigen, Zwischensubstanz zusammengesetzte Masse. Durch die Einwirkung erhärtender und macerirender Flüssigkeiten, besonders der von mir vielfach angewandten Müller'schen Lösung, wird dieser Thecainhalt indessen viel heller, die Körnchen verblassen und sind nur noch an der Innenseite der Wandung und in der Nähe des Protoplasmarestes deutlich zu erkennen. Die Protoplasmamasse selbst zieht sich ringsum an der Innenfläche der Theca, allmählich dünner werdend, etwas empor, so dass ihre Oberfläche eine dem Centrum zugewandte Concavität zeigt, und der helle Thecainhalt auch nach dieser Seite hin stets nur eine kugelige Begränzungsfläche erhält.

Wie in der Form, so variiren nach Schulze die Becherzellen der Fischoberhaut auch in der absoluten Grösse. Auch gestielte Formen kommen vor; die Länge des Stieles erreicht selten die des übrigen Zellkörpers, gewöhnlich misst er unter $^1/_3$ desselben.

Was die Verbreitung der Becherzellen anbelangt, so wechselt

Digitized by Google

diese nach Schulze sehr. Während z. B. die Oberhaut von Cobitis fossilis fast ganz aus Becherzellen zu bestehen scheint, sind sie bei den anderen, z. B. der Schleie, nur sparsam anzutreffen.

Alle Becherzellen, welche eine Oeffnung besitzen, erreichen die freie Oberfläche der Epidermis. Die Thecae aller dieser Zellen münden direct auf die freie Oberfläche der Fischoberhaut.

Was die Bedeutung der Becherzellen anbelangt, so sind sie nach Schulze einzellige, secernirende, Gebilde. Er sah an überlebenden Barteln von Cobitis schleimartige Ballen aus den Becherzellen ausstossen, ebenso an der Schwanzflosse kleiner Aale.

Ueber die Entwicklung bemerkt Schulze, dass, da in den unteren Lagen kaum Becherzellen gefunden werden, in den obersten Lagen sie aber häufiger werden und eine bei weitem ausgebildetere Theca besitzen, der helle Inhalt derselben beim Aufrücken sich bildet.

Schulze fand ferner im Epithel der Amphibien-Mund- und Rachenhöhle exquisite Becherzellen, ebenso im Oesophagus und im Epithel der Dünndarmzotten, wie in demjenigen des Dickdarmes.

Bei Beschreibung der Becherzellen der Mund- und Rachenhöhle erwähnt Schulze, dass die mit heller, leicht körnig getrübter, Masse erfüllte Theca den grösseren Theil der Zelle ausmacht, während der mit deutlich körnigem Protoplasma und einem hellen, oft sehr grossen, Kerne versehene untere Abschnitt, den er Fuss nennt, gewöhnlich nur als ein etwas verschmälerter Anhang jener oberen blasigen Auftreibung erscheint. Es finden sich aber auch Becherzellen, bei welchen die Theca nur einen kleinen Theil der ganzen Zelle darstellt, während der Fuss, ganz dem unteren Abschnitte einer gewöhnlichen Epithelzelle gleichend, die Hauptmasse des Ganzen bildet. Die Becherzellen des Dünn- und Dickdarmes stimmen nach Schulze mit dieser Beschreibung ziemlich überein.

Schulze polemisirt gegen Letzerich's Deutung der Becherzellen als Resorptionsorgane und behauptet entschieden, dass die Becherzellen im Dünndarmepithel, sowie überall, zweifellos Secretionsorgane, dass sie einzellige Drüsen sind, welche eine, wahrscheinlich, schleimartige Masse produciren, in dem Hohlraume

Digitized by Google

ihrer bauchigen Theca aufspeichern und, sei es perpetuirlich, sei es zu gewissen Zeiten, etwa auf bestimmte Reize, durch die obere Oeffnung ausgeben.

Schulze fand auch im Flimmerepithel des Respirationscanales der durch Lungen athmenden Wirbelthiere zwischen den Flimmerzellen wohlcharakterisirte Becherzellen in grosser Menge. In ihrem Baue stimmen sie mit denjenigen des Darmcanales ziemlich überein.

C. Erdmann[1]) (29) konnte an frischen Präparaten vom Froschdarme niemals Becherzellen entdecken. Nur bei der Katze fand er im frischen Zustande Becherzellen, erklärt aber diesen Befund hier „als eine individuelle Eigenthümlichkeit der Darmcylinder der Katze". Er glaubt, dass die Becherzellen durch die Einwirkung von Chromsäure, oder doppeltchromsaurem Kali aus den Cylinderzellen entstehen. Erdmann hält deshalb die Becherzellen für bei der Präparation entstandene Kunstproducte.

Knauff (27) untersuchte das Epithel der Bronchien und der Trachea. Er nimmt eine Umwandlung der cilientragenden Zellen in Becherzellen an. Er erwähnt auch, dass an der Oeffnung des Bechers eine homogene, gallertige, Substanz herausragt. „Diese Schleimmetamorphose der Flimmerzellen, welche in der Regel unter der Becherbildung vor sich geht, mit der nachfolgenden Abstossung derselben, ist die Schleimsecretion selbst."

Knauff lässt die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass die Becherzelle mehrmals ihren Inhalt ergiesst, aber die Entleerung erfolgt nur in beschränkter Zahl. Er wendet sich auch gegen die Deutung der Becher als Saugapparate im Sinne Letzerich's.

Er behauptet ferner, man könne in der Becherzelle keine elementare Drüse sehen, da die Existenz derselben mit dem Secretionsvorgang ihren Abschluss findet.

J. Sachs (23) erklärt die Becherzellen im Darme als Kunstproducte. Er konnte sie im frischen Zustande (bei Hunden) nicht auffinden, wohl aber nach Silberbehandlung. Das Fett wird nach Sachs durch die Cylinderzellen aufgenommen.

C. Arnstein (25) untersuchte das Dünndarmepithel verschiedener Wirbelthiere. Jede Becherzelle enthält nach ihm in

1) Nach Th. Eimer (31).

Digitized by Google

ihrem gegen das Zottenstroma gekehrten Fortsatz einen Kern. Der Inhalt oder das Protoplasma der Becherzellen ist nach Arnstein sehr verschieden; bei hungernden Thieren erscheint es häufig vollkommen glänzend, manchmal schwach körnig, oder mit Zellen von verschiedenem Aussehen gefüllt; bei, in der Verdauung begriffenen, Thieren, bei mässiger Fettfüllung der Epithelien, erscheinen auch die Becherzellen stark körnig, ein Theil der Molekel erweist sich als fettiger Natur; hie und da finden sich auch stark lichtbrechende Becher, denen die Fettmolekel fehlen. Auf der Höhe der Fettresorption, bei stark fettig infiltrirten Epithelien, fehlen die Becher vollkommen.

Arnstein gelangt zu der Ueberzeugung, dass die Becherzellen durch eine Veränderung der Cylinderzellen entstehen. Er ist gegen die Deutung der Becherzellen für Kunstproducte. Er beschreibt die aus den Becherzellen des Darmes austretenden Massen, welche bald als glasige Klumpen, bald als weichere, schleimige, Tropfen oder körniges, in Essigsäure lösliches (eiweissartiges), Material erscheint. Arnstein erklärt sich für die Auffassung F. E. Schulze's, derzufolge die Becherzellen als Secretionsorgane zu deuten seien. Er stellt ferner eine Beziehung der Formveränderung (Umwandlung der Cylinderzellen in Becherzellen) der Darmepithelien zur Fettresorption entschieden in Abrede.

Von den Ergebnissen, die Arnstein am Schlusse seiner Arbeit zusammenstellt, mögen folgende angeführt werden:

1) Die Becherzellen entstehen aus den Cylinderzellen durch eine Formveränderung der letzteren.

2) Diese Formveränderung steht mit der Secretion in causalem Zusammenhang.

In seiner zweiten Mittheilung (26) hält Letzerich die Behauptung, dass die Fettresorption durch die Resorptionsorgane (Vacuolen), welche mit Chylusgefässen in Verbindung stehen sollen, erfolge, aufrecht; nur auf diesem Wege sollen Fette und Eiweisskörper in die centralen Chylusgefässe gelangen.

Lipsky (35) spricht sich gegen Letzerich's Ansicht aus, dass die Becherzellen Resorptionsorgane seien.

„Wenn man den Darm einer eben getödteten Katze in eine Lösung von doppeltchromsaurem Kali legt, dann werden fast alle Zellen, sowohl des Dünn- als des Dickdarmes, in Becherzellen umgewandelt.“

Digitized by Google

„Ein stärkeres Kriterium für die Natur der Zellenhülle im Darmcanal überhaupt und für die Unhaltbarkeit aller jener Angaben, welche von zweierlei Zellen auf den Zotten oder von eigenen Resorptionsorganen sprechen, lässt sich füglich kaum auffinden.“

Nach Lipsky sind also die Becherzellen Kunstproducte.

H. Oeffinger (29) machte seine Untersuchungen an der Zunge von Fröschen und Tritonen. Er findet an den Becherzellen dieser Objecte Membran, Inhalt und Kern, und die meisten haben an dem der Schleimhautoberfläche zugekehrten Ende eine Oeffnung. Wenn man von Protoplasma reden will, fährt Oeffinger fort, so kann man nur den am spitzen Ende angehäuften Zellinhalt nebst Kern darunter verstehen. Diese Zellinhaltsmasse oder Protoplasma ist im Becherfusse dichter, dunkler, zäher und gröber körnig, als der Inhalt der Theca, welche sich im Allgemeinen als eine leichtere, fein granulirte und offenbar ziemlich wässerige Flüssigkeit präsentirt. Die Grenzlinie zwischen beiden Theilen des Zellinhaltes fand er bald nach oben convex, bald concav, bald ganz unregelmässig.

Oeffinger nimmt eine Umwandlung von Epithelzellen in Becherzellen an und glaubt, dass es sich dabei hauptsächlich nur um eine Vermehrung der wässerigen Bestandtheile des Zellinhaltes handle. Dafür spreche die Durchsichtigkeit des Thecainhaltes. Eine Unterscheidung zwischen diesem und dem eigentlichen Protoplasma (Zellinhalt des unteren Theiles) scheint ihm vollkommen ungerechtfertigt, da er öfter beide ohne Grenze in einander übergehen gesehen habe, und ihm die Ansammlung der dichteren, körnigen, Masse um den Kern im unteren Zelltheile auch eine einfachere Erklärung zuzulassen scheine.

„Ich halte demgemäss beide Inhaltsmassen für dieselben Qualitäten mit nur quantitativen Unterschieden.“ Nach ihm sind die Becherzellen nichts anderes, als veränderte Epithelzellen. Er erklärt sich ferner gegen die Auffassung Letzerich's, dass die Becherzellen Resorptionsorgane seien.

Ueber die Bedeutung der Becherzellen spricht sich Oeffinger nirgends direct aus, obwohl ihm Leydig's Deutung als die richtige erscheint.

Seine Schlussergebnisse sind nun folgende:

1) Becherzellen finden sich immer nur in den obersten Lagen geschichteter Epithelien.

Digitized by Google

2) Es lassen sich alle möglichen Uebergangsformen zwischen normalen Epithel- und exquisiten Becherzellen beobachten.

E. Fries (34) benützte zum Nachweise der Becherzellen im Darme $^1/_2$—$^1/_3$ %ige Silberlösung und 1 %ige Goldchloridlösung. Zum Nachweise des Zellkerns in den Becherzellen bediente er sich einer verdünnten weingeistigen Lösung von Haematoxylin. Zur Isolation der Zellen diente 35 %iges Kali causticum.

Fries gibt eine vollkommen zutreffende Beschreibung der Formverhältnisse der Becherzellen des Darmes. Nach Zusatz von verdünnter Essigsäure sah er an den Pröpfen, die aus den Oeffnungen der Becherzellen hervorragten, eine concentrische Schichtung auftreten. Auch in der Tiefe liegende, geschlossene, Becherzellen bemerkte er, und deutet dieselben als Jugendformen. Sie hatten einen körnigen oder homogenen Inhalt.

Fries hält die Becherzellen für selbständige Gebilde und zwar für Secretionsorgane. Für die Selbständigkeit führt er das Fehlen des Basalsaumes an. Die Masse, die aus den Becherzellen austritt, ist nach ihm mucinähnlich. Durch das Ausscheiden einer zähflüssigen Masse aus den Becherzellen gewinnen dieselben die Bedeutung von Secretions- oder Drüsenzellen. Diese Auffassung wird wesentlich unterstützt durch die Beobachtungen über die Entwicklung derselben in der Amphibienlunge. Dort bilden sie sich in der Tiefe des Epithels, treten als geschlossene Schläuche an die Oberfläche, um sich zu öffnen und das aus dem Zellenprotoplasma ausgeschiedene Secret über die Schleimhaut zu entleeren. Fries glaubt, dass die Becherzellen nach Ausstossen des Secretes zu Grunde gehen.

Er wendet sich dann gegen die Ansicht von Letzerich und gesteht nur eine mittelbare resorbirende Thätigkeit der Becherzellen zu, indem sie durch ihre Ausscheidung die Resorption seitens der Epithelzellen erleichtern und führt dafür das Fehlen von Becherzellen bei Rinderembryonen an.

Th. Eimer (30) nennt die Vacuolen Letzerich's Schleim- oder Eiterkörperchenbecher und hält sie mit Letzerich und F. E. Schulze als selbständige, von den Epithelzellen, zwischen welchen sie liegen, durchaus verschiedene Gebilde. Nach Eimer stehen die Becherzellen in keiner Beziehung zur Resorption. Man findet im Dünndarm zu allen Zeiten theils leere, theils

Digitized by Google

in allen Stadien der Füllung mit einem eigenthümlichen Inhalt befindliche Becher nebeneinander. Der Inhalt der Becher erweist sich nach Eimer im wesentlichen als Eiweisskörper, welcher sich als eine compacte, gelblich körnige Masse darstellt, als eiförmiger Körper in der Theca liegt und nach Einwirkung von Essigsäure da und dort eine mattglänzende, nicht scharf umschriebene, Ansammlung im Centrum zeigt, welche manchmal in mehrere deutliche Kerne geschieden war.

Eimer sah nun in manchen Bechern den körnig compacten Inhalt in Theilung begriffen. Wie bei einer Furchung, bemerkt er, schnürt er sich in mehrere, Anfangs noch mehr weniger kantige, Theile ab, deren jeder häufig einen deutlichen, nicht scharf begrenzten, matt glänzenden Kern enthält, welcher jedoch oft erst durch Essigsäure deutlich wird. Die abgeschnürten Theile werden nun eiförmig, dann rund und treten als fertige Zellen durch die Mündung des Bechers auf die Oberfläche der Schleimhaut aus. Nach Eimer haben nun diese ausgetretenen Zellen alle Attribute der Schleim- und Eiterkörperchen. Durch diese seine Beobachtungen bringt nun Eimer die Becherzellen in Beziehung zur Entstehung der Eiterkörperchen, indem diese innerhalb der Theca durch eine Art Furchung, durch endogene Zellbildung entstehen sollten.

In einer weiteren Arbeit (31) fasst Eimer nur die Resultate seiner Untersuchungen zusammen. Nach diesen sind die Becher in der Darmschleimhaut wesentlich selbständige Gebilde. Die Form derselben ist eine krugförmige, an welcher man Becherbauch und Becherhals unterscheiden kann. Der Becher läuft nach unten in einen langen hohlen Fortsatz aus, welcher direct in das adenoide Gewebe übergeht. Die älteren Becherzellen zeigen häufig weder Inhalt noch Kern und stellen so einfache Intercellularschläuche dar, welche durch Oeffnungen, Stomata, die Schleimhautoberfläche mit dem Parenchym direct verbinden. Die Becher dienen zur Excretion von wahrscheinlich im Körper unlöslichen Stoffen. Beim Frosch besteht diese Ausscheidung in gelbrothen bis schwarzen Pigmentmassen, welche durch die Becher auf die Schleimhautoberfläche vom Parenchym aus befördert werden.

Kölliker (32) äussert sich gelegentlich der Beschreibung des Dünndarmepithels folgendermassen: „Hier ist nur noch ein

Digitized by Google

Verhältniss zu besprechen, das besonders in neuester Zeit die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt hat, jedoch von mir und Donders schon seit lange besprochen worden ist. Wie es scheint, ohne Ausnahme, trifft man im ganz frischen Dünndarme, aber auch im Magen und Dickdarme, unter den gewöhnlichen Cylindern in verschiedener Menge anders aussehende Zellen, welche offenbar schon von Gruby und Delafond gesehen und von ihnen Epithelium capitatum genannt wurden. Diese Zellen, die ich Drüsenzellen des Epithels heisse, fallen durch ihr dunkleres Aussehen sogleich in die Augen, wenn man die Oberfläche einer frischen Zotte betrachtet, sind auch meist keulenförmig und eher schmächtig von Gestalt, quellen jedoch leicht auf und verwandeln sich dann in becherförmig grössere Gebilde (Becherzellen, Henle[1]), Vacuolen, Letzerich). Verfolgt man diese Zellen genauer, so trifft man verschiedene Formen derselben. Alle haben einen eigenthümlichen Inhalt, der frisch, gleichartig, leicht gelblich und von besonderem Glanze ist, in Wasser, Säuren etc. aber sofort körnig wird und als mehr weniger grosse Masse mehr den oberen Theil der Zelle einnimmt. Am Basalende sind die Zellen entweder mit Oeffnungen versehen, die ich schon vor vielen Jahren abgebildet, oder geschlossen, und in diesem Falle bald ohne verdickten Saum, bald wie mit Resten eines solchen in Gestalt von zapfenförmigen Vorsprüngen versehen."

Kölliker bringt nun die Becherzellen mit dem Regenerationsprocesse zusammen; die Zellen sollen zwei Kerne erhalten, der eine wird entleert sammt einem Theile des Inhaltes der Zelle, und aus dem Reste soll sich eine neue Zelle bilden. „Der entleerte Theil ist ein kernhaltiger Protoblast ohne Hülle." Wahrscheinlich entleeren solche Zellen, fährt Kölliker fort, auch einen mehr flüssigen Theil ihres Inhaltes, vielleicht bleiben sie auch, nachdem sie einmal Oeffnungen erhalten haben, längere Zeit offen und dienen eine Zeit lang als einfachste secernirende Apparate. In andern Fällen mögen solche geborstene Zellen, statt sich zu regeneriren, einfach zu Grunde gehen.

Auf p. 414 l. c. sagt Kölliker: Es gibt bei niederen Thieren und auch, wie ich gefunden, bei einem Fische (Lepidosiren), in

---

1) Dies ist ein Irrthum Kölliker's. Nicht Henle, sondern F. E. Schulze führte die Bezeichnung Becherzellen ein. (Man vergl. oben (28).)

Digitized by Google

Epithelialgebilden ächte einzellige Drüsen, die, obschon vom Werthe von Epithelialzellen, doch von solchen zu unterscheiden sind, und liegt daher die Möglichkeit vor, dass auch die Zellen des Epithelium capitatum eine solche Bedeutung haben. Es spricht jedoch hiergegen, dass dieselben an Zahl sehr wechselnd sind und zweitens nicht immer Oeffnungen besitzen.

F. Leydig (36) macht seine Prioritätsansprüche Schulze gegenüber und betont, dass die Schleimzellen auch von ihm schon als einzellige Drüsen gedeutet wurden.

Th. Eimer beschreibt in seiner Arbeit (36) eingehend die Becherzellen des Darmcanales. Die Gestalt der Becherzellen ist krugförmig. An der Theca unterscheidet er einen Becherbauch und einen Becherhals. Der Becherhals soll nun direct in den Basalsaum der umliegenden Cylinderzellen übergehen. Den Inhalt der Becher lässt Eimer nur höchst selten in den Becherhals hinaufreichen. Er grenzt sich mit nach oben schauender Convexität als hellglänzende oder dunkelgranulirte Masse ab. Auch das Stoma ist eine feine Lücke von regelmässig runder Begrenzung. Ebenso bemerkte er die verschiedene Grösse der Stomata. Zum Nachweis derselben benutzte Eimer 1%ige Osmiumsäure nach 12—24stündiger Einwirkung. Er erwähnt ein das Stoma begrenzendes Ringchen, welches nach Osmiumbehandlung sehr scharf hervortritt. Ebenso benutzte er Höllensteinlösung. Eimer bemerkt, dass Leydig in seiner Histologie die Becher fälschlich abbildet, indem er sie über die Basen der Cylinder um ein Beträchtliches hervorragen lässt[1]).

Er wendet sich nun gegen Letzerich's Anschauung. Er fand niemals in einem Becher während der Verdauung Fetttröpfchen; der Becherinhalt behält sein Aussehen und seine Beschaffenheit ganz unabhängig von den Vorgängen der Verdauung bei. Eimer fand auch Vacuolenbildung in Becherzellen. Ferner sollen sich nach ihm im Inhalte der Becher Risse der verschiedensten Gestalt vorfinden, bald sternförmige, bald schlitzförmige Form darbieten. (Vielleicht sah Eimer schon Andeutungen eines Gerüstwerks in der Theca?) Die Stomata sind immer rund und ohne Ausnahme scharf geschnittene Löcher. Er erwähnt ferner das Vorkommen von Bechern in den meisten Schleimhäuten. Das

1) Offenbar sah hier Leydig die aus den Stomata hervorragenden Pfröpfe.

Digitized by Google

Fehlen von Bechern in gewissen Schleimhäuten ist ihm aber ein Beweis für die Selbständigkeit der Becherzellen.

Eimer spricht sich nun gegen die Umwandlung von Cylinderzellen in Becherzellen aus, obwohl er auch Zellen fand, welche ein Mittelding zwischen Cylinder- und Becherzellen darstellen. Diese Zellen hält er für junge Becherzellen. Auch ein Platzen der Becherzellen beobachtete er. Der Inhalt der Becherzellen ist anfangs hell, später dunkelkörnig. Nach Behandlung mit Osmiumsäure und nachheriger Isolation haben die Becher den grössten Theil ihres Inhaltes entleert. Von der körnigen Masse sind nicht einmal Spuren zu sehen, nur die Innenfläche der Becherwandung ist von einer dünnen Schicht gelblich glänzenden Schleimes überzogen. Nach Höllensteinbehandlung sah Eimer „Schleimblasen“ aus der Becherwandung treten. An den austretenden Schleimkugeln bemerkte er nach Silberbehandlung an der convexen Seite braungefärbte Körnchen: Reste des körnigen Becherinhaltes. Der Basalsaum der Cylinderzellen setzt sich aus zwei Schichten zusammen; die obere, dünnere setzt sich in den Hals und die Theca der Becherzelle fort. Nach unten setzt sich die Becherwand in den vollkommen hohlen, von einer doppelt contourirten Wandung umgebenen, Fortsatz fort. In diesem bemerkte Eimer Luft- und Schleimblasen. Der Kern liegt häufig in der Mitte oder im unteren Theile des Fortsatzes. Sehr häufig fehlt aber Kern und jeglicher Inhalt im ganzen Becher, und dieser stellt einen hohlen Schlauch dar, welcher seiner Ansicht nach die Oberfläche der Schleimhaut in directe offene Verbindung setzt mit ihrem Parenchym. Es biegt sich nämlich, fährt Eimer fort, jeder Fortsatz gegen sein unteres Ende allmählich um und setzt sich direct in das adenoide, beziehungsweise das gewöhnliche Bindegewebe der Mucosa fort. Auch Stadien von nach seiner Ansicht untergegangenen Becherzellen beschreibt er; er fand im Lumen des ursprünglichen Becherfortsatzes bald weiter unten, bald weiter oben den Kern. Das Lumen des Becherfortsatzes ist fast geschwunden, die Wandungen rücken aneinander und es entsteht so eine Art röhrenförmiger Intercellularsubstanz.

Was nun die Genese der Becherzellen betrifft, so nimmt Eimer an, dass die Becher der Schleimhäute aus besonders zur Umwandlung prädisponirten Epithelzellen gewöhn-

Digitized by Google

licher Form entstehen, wie F. E. Schulze dies für die Oberhaut des Neunauges angenommen.

Ueber die Bedeutung der Becherzellen spricht er sich in dieser Arbeit nicht direct aus.

Rabl-Rückhardt (38) bemerkte am ausgezogenen Grunde der Becherzellen aus der Wand der Kiemenhöhle von Buccinum undatum eine gewöhnlich stärker getrübte Stelle, in der man bisweilen einen Kern liegen sah. In dem Rüssel desselben Thieres bemerkte er tonnenförmige Becherzellen; er sieht diese als selbstständige Gebilde an, deren Inhalt eine dem Mucin nahestehende Beschaffenheit angenommen hat.

F. Leydig (39) kommt bei Beschreibung der inneren Lage der Becherorgane auch auf die Schleimzellen (Becherzellen) zu sprechen. Er unterscheidet einen Fuss, in welchem der Kern liegt, einen Bauch, in dem sich das Secret bildet und einen Hals, der sich nach aussen öffnet. Er beobachtete auch an der lebenden Schleimzelle das Hervorquellen des Secretes. Er bemerkte auch, dass die Schleimzellen des becherförmigen Organes ein helles, körnchenloses Secret haben, während die Schleimzellen des umliegenden Epithels einen körnigen Inhalt besitzen. Einen Zusammenhang zwischen den Hüllen der Schleimzellen und der Endkolben nachzuweisen, gelang Leydig nicht, wohl aber vermuthet er einen solchen.

C. Heitzmann (40) bildet in seiner II. Mittheilung die Oberfläche einer mit Goldchlorid behandelten Dünndarmzotte eines erwachsenen Hundes ab, in welcher er auch im Epithele eine Becherzelle mit undeutlich gehaltenem, zum Kerne gehenden, Maschenwerke abbildet, ohne Specielles im Texte darüber zu erwähnen.

Nach P. Langerhans (41) zeichnen sich die Schleimzellen (Leydig'sche Zellen) in der Haut der Salamanderlarve durch einen eigenthümlichen, grobkörnigen, aber stets vollkommen farblosen Inhalt aus, dessen einzelne Granula durch Osmium einen leichten Sepiaton annehmen; ferner durch eigenthümliche Gestaltung des stets genau in der Mitte liegenden Kernes, welcher mehrfach gelappt erscheint und durch Osmiumeinwirkung sich rasch bräunt; endlich aber durch den Besitz einer eigenen resistenten und sehr leicht isolirbaren Membran, welche eine äusserst zierliche netzartige Zeichnung besitzt. Auch Langerhans hält diese Schleimzellen als in die Kategorie der Becherzellen gehörig und

Digitized by Google

bemerkt dann weiter: „Nach kurzem Aufenthalt des eben getödteten Thieres in Wasser schwellen dieselben (Schleimzellen) in der That an und bahnen sich zwischen den Zellen der ersten Schicht einen Ausweg. Sie bekommen dann eine vollkommene Becherform und werden den Bechern ähnlich, die in der Mundschleimhaut des Thieres stets sich vorfinden.“

Ranvier (45) pflichtet der Auffassung F. E. Schulze's, dass die Becherzellen einzellige Drüsen sind, vollkommen bei.

F. Leydig (47) unterscheidet an den Becherzellen aus der Epidermis der Gastropoden eine Oeffnung und einen gekörnten Fuss, in welchem der Kern liegt. Er glaubt, dass diese geöffneten Zellen aus gewöhnlichen geschlossenen Epithelzellen hervorgehen.

Nach Leboucq (48) stehen die Schleimzellen (Leydig'sche Zellen [Cellules granuleuses]) im Schwanze verschiedener Amphibienlarven (Pelolates, Triton) mit Nervenenden im Zusammenhange, stellen also gewissermassen nervöse Endorgane dar.

A. Foettinger (49) bemerkte an den Becherzellen aus der Oberhaut der Cyclostomen an dem unteren Theile sehr häufig einen Fortsatz (Fuss) und am oberen einen die Oeffnung tragenden Hals, welcher manchmal schwach streifige Zeichnung zeigte. Er beobachtete ferner anstatt des ovalen Kernes einen unregelmässigen Körper, welcher sich ebenso wie der Nucleus färbte, in der Becherzelle und hält denselben für den wahrscheinlichen Rest des Kernes. Ebenso beschreibt er die am Grunde der Becherzelle liegende, nach oben eine concave Fläche bildende, Protoplasmamasse. Foettinger glaubt, dass diese Zellen von einer Membran umgeben sind, ohne dass er zu behaupten im Stande ist, dass auch der Fortsatz (Fuss) eine solche besitzt.

Edinger (50) fand im Oesophagus von Torpedo aculeata, der von einem Plattenepithel ausgekleidet ist, bauchige Becherzellen, welche zum Theil in der Tiefe lagen, zum Theil auf die Oesophagusoberfläche mündeten. Die frei mündenden Becherzellen ergiessen in das Lumen eine glasige, schleimige Substanz. Die Becherzellen im Darme sieht Edinger als Abkömmlinge des gewöhnlichen Darmepitheles an, aus dem sie sowohl physiologisch intra vitam als auch post mortem entstehen können. Es liege demnach eine Arbeitstheilung anfänglich gleichartiger Zellen vor, indem die Becherzellen die Absonderung einer schleimigen Substanz übernommen haben, die Cylinderzellen aber der Resorption

Digitized by Google

dienen. Den Zellfaden (Stiel) der Becherzellen sieht Edinger als rudimentären Zelltheil an, der nur noch der Befestigung und Stütze dient. Er meint, dass es möglich sei, dass in diesen Zellfaden ein feiner Ast des Secretionsnerven trete. Er sah nämlich einmal ein feinstes varicöses Fäserchen aus dem Bindegewebe zum Boden des Bechers ziehen und verweist auf A. Key[1]), der die Becherzellen als Nervenendapparate betrachtet.

In einer anderen Arbeit (51) beschreibt Edinger die Becherzellen aus der Epidermis von Pterotrachea. Im Plattenepithel, aus welchem die Epidermis besteht, liegen häufig Becherzellen, welche besonders am Flossensaum deutlich sichtbar sind. „Die enge Eingangsöffnung dieser Zellen führt in eine bauchige, von glasheller Masse angefüllte, Kugel, an derem Grunde sich noch geringe Reste des unveränderten Zellprotoplasmas und des Kernes finden. Die Becherzellen entstehen aus den Plattenepithelien." In der Haut sind die Becherzellen spärlich vertheilt; den hier vorkommenden Becherzellen fehlt der basale Fortsatz, und dies erscheint Edinger als Beweis, dass die Becherzellen aus den Plattenepithelzellen hervorgehen. Er bemerkte ferner nur ein einziges Mal ein zu einer Becherzelle gehendes Nervenästchen.

C. Partsch (52) bemerkt bei Beschreibung des Epitheles des Vorderdarmes verschiedener Amphibien Folgendes über die Becherzellen: „Diese Zellen sind als ein Endstadium, als das Product der Mucinmetamorphose der Cylinderzellen anzusehen, wie sie sich bei Isolationspräparaten noch häufig finden. Der starke granulirte Inhalt derselben verdeckt oft den im Grunde der Zelle, an der Basis des zu einem langen Fortsatz ausgezogenen Fussendes, liegenden Kern, der ein deutliches Kernkörperchen trägt. Von dieser Zellform bis zur erst beschriebenen (Cylinderzellen) findet man mannigfache Uebergangsstufen, welche die Annahme aufdrängen, dass diese Zellformen nicht ganz von einander verschieden, sondern als zwei Lebensstadien derselben Zellform anzusehen sind. Haben diese Zellen nun durch die vollständige Mucinmetamorphose ihre physiologische Function erfüllt, so wird Ersatz für sie geschaffen, wahrscheinlich von kleinen Zellen aus, welche als kugelrunde bis spindelförmige Gebilde zwischen den Basalenden der Epithelzellen eingelagert sind." Ueber die Bedeutung der Becherzellen spricht sich Partsch nicht aus.

---

1) S. No. 17 oben.

Digitized by Google

W. Flemming (53) beschreibt die Leydig'schen Zellen aus der Oberhaut der Salamanderlarven, wie folgt: Die Zellsubstanz zeigt sich, im Lebenszustand gruppirt, in zweierlei Massen: 1. Vacuolen von verschiedener, meist erheblicher Grösse, die die Hauptmasse ausmachen und dazwischen 2. ein Fachwerk von Plasmalamellen und -Strängen, die aussen an der Wandschicht, innen an dem Kern hängen. Langerhans beschreibt die Zelle als gefüllt mit ziemlich groben Körnern, die durch Osmium einen leichten Sepiaton annehmen. Für Osmiumpräparate trifft dies vollkommen zu, ebenso finden sich solche Körner, tingirbar an Chrom- und Pikrinsäurepräparaten; da aber im lebenden Zustand sowohl, wie nach dem Absterben ohne Reagentien, von diesen groben Körnern keine Spur zu sehen ist, und da nach Essigsäurezusatz die ganze Zellsubstanz eine viel feinere Granulirung zeigt, so liegt wohl die Annahme am nächsten, dass jene Körnungen Gerinnungsproducte der Reagentien in den Vacuolen sind.

Die lebenden Kerne zeigen zum weitaus grössten Theile schrumpfliche, eingebuchtete, vielfach gefurchte Formen, oft in einem solchen Grade, dass man beim ersten Anblick zu dem Glauben versucht wird, es handle sich um ganz abgestorbene, collabirte, Kerne; da man sie aber durch das ganze Larvenleben immer und immer wieder so findet, und da sie fortwährend Theilungen eingehen, ist daran nicht zu denken. Einzelne unter ihnen sind auch regelmässiger gerundet; wenn man einen längere Zeit beobachtet, sieht man oft sehr langsame Formveränderungen, Uebergänge aus einem schrumpflichen in einen pralleren Zustand und umgekehrt.“ Die polygonale Zeichnung, die Langerhans nach Osmiumbehandlung beschreibt, sind nach Flemming Intercellularbrücken.

E. Klein (54) sagt bei Beschreibung der Magenepithelzellen von Triton cristatus, die er als Becherzellen anspricht, dass die Substanz des oberen durchsichtigen, ebenso wie die des unteren oder opaken Theiles der „Becherzellen“ eine grosse Zahl von feinen Fibrillen enthielte, mehr oder weniger scharf gefärbt, manchmal parallel angeordnet zur Längsachse der Zelle. Sie sind besonders deutlich in dem oberen oder durchsichtigen Theil der Becherzelle. Diese Fibrillen können sich in manchen Zellen bis zum freien Rande des Bechers ziehen, d. i. den Rand der Zelle, welche, wie oben erwähnt, ihren Deckel verloren hat; sie anasto-

Digitized by Google

mosiren untereinander durch seitliche Zweige. Wenn eine solche Zelle längs seiner longitudinalen Axe betrachtet wird, oder in einer schrägen, oder noch besser in der Daraufsicht, so erhalten wir eine klare Einsicht in ihre Anordnung, und wir überzeugen uns, dass die Longitudinalfibrillen und ihre seitlichen Zweige ein sehr feines und mehr oder weniger dichtes Netzwerk bilden.

Klein unterscheidet in den Magenepithelzellen eine fibrilläre Substanz, „intracellular network" und eine homogene, durchsichtige Grundsubstanz „interfibrillar-substance oder groundsubstance". Diese Grundsubstanz ist nach Klein Mucin und nimmt nach Haematoxylinfärbung eine tiefblaue, charakteristische, Färbung an. Nach Klein färbt sich das Netzwerk mit Haematoxylin nicht, wohl aber mit Carmin und Pikrocarmin.

Er behauptet ferner eine directe Verbindung des intracellularen mit dem intranuclearen Netzwerke und zwar an Präparaten, die mit 5 %igem chromsaurem Ammoniak behandelt wurden.

O. Hebold (55) untersuchte die mucinogenen Drüsen der Kaninchenzunge, die Becherzellen im Oesophagus der Frösche und die Eileiterdrüsen derselben. Er spricht sich gegen Heidenhain aus, dass die Drüsenzellen nach einem Secretionsacte zu Grunde gehen sollen.

An den Becherzellen im Oesophagus des Frosches konnte Hebold eine Ausstossung des Schleimes aus der Zelle beobachten und er fährt dann fort: „Ueber das Schicksal der Zelle, wenn sie sich entleert hat, kann man nichts mit Bestimmtheit sagen. Abgesehen davon, dass es ja nicht einmal ausgemacht ist, ob die Becherzelle sich auf einmal ganz entleert, und immerhin die Möglichkeit besteht, dass das Entleerte auf dem Wege des unbekannten Secretionsmechanismus ersetzt werden könne, so spricht doch schon die Wahrscheinlichkeit für ein gerade nicht ephemeres Dasein dieser Zellen. So viel ist sicher, die Becherzellen werden als Ganzes zugleich mit ihrem Inhalt nicht ausgestossen. Wäre dieses der Fall, so müsste man immer Uebergangsformen finden, wie man sie nach mehrtägiger Reizung sieht."

An in 1 %iger Osmiumsäure gehärteten Querschnitten aus dem Oesophagus des Frosches, welcher dadurch zur reichlichen Secretion veranlasst wurde, dass ihm ein Glasrohr durch den Oesophagus in den Magen gesteckt und daselbst 24—28 Stunden

Digitized by Google

belassen wurde, konnte Hebold in den tieferen Schichten alle Uebergangsstadien von gewöhnlichen Epithelzellen bis zu den mit einer bauchigen Theca versehenen Becherzellen auffinden. Die Becherzellen, welche ausgestossen werden, werden von diesen „jungen“ Becherzellen in die Höhe geschoben und ersetzt.

Den Process der Secretion hält Hebold nicht für eine Verschleimung, und die Secretion des Schleimes geht nicht dann vor sich, wenn die Zelle eine Mumie geworden ist. Sie muss nach Abgabe ihres Secretes vielmehr von Neuem fortfahren können, zu secerniren, oder man müsste bei normalen Verhältnissen weit mehr Uebergangsformen finden, was aber nur bei langandauernder Reizung der Fall ist.

Auf Grund seiner Untersuchungen kommt Hebold zu dem Schlusse: Die Schleimabsonderung ist als eine wahre Secretion und nicht als eine Ausstossung umgewandelter Zellen aufzufassen.

W. Pfitzner (56) erwähnt, dass man die sogenannten Schleimzellen in der Epidermis der Salamanderlarve nicht einfach als Becherzellen bezeichnen kann, da jene nie die Oberfläche erreichen und ein Stoma erhalten, und bezeichnet sie einfach als Leydig-sche Zellen.

Pfitzner unterscheidet drei Perioden in der Entwicklung der Leydig'schen Zellen.

1. Periode des Entstehens; charakterisirt durch zahlreiche Uebergänge zwischen gewöhnlichen Epidermiszellen und Leydig-schen Zellen.

2. Periode des ausgebildeten Zustandes. Die vorerwähnten Uebergänge fehlen. Vermehrung durch Theilung ausgebildeter Leydig'scher Zellen.

3. Periode der regressiven Metamorphose. Die Leydig'schen Zellen gehen theils unter, theils wandeln sie sich wieder in gewöhnliche Epidermiszellen um.

Der Kern liegt nach Pfitzner genau in der Mitte. Er beschreibt die homogene Membran, welche eine zierliche netzartige Zeichnung darbietet, hervorgerufen durch rippenartige Verdickungen der Zellmembran.

Das Plasma der Zelle ist in netzförmig angeordneten Strängen zwischen Kern und Zellwand ausgespannt, zwischen welchen grössere und kleinere Vacuolen sich befinden, die mit einer klaren

Digitized by Google

Flüssigkeit angefüllt sind. Dieses Verhältniss ist jedoch in diesem Stadium nur beim lebenden Thiere erkennbar. An Osmium- und Chromsäurepräparaten sieht man statt dessen eine gleichmässige, grobkörnige Granulirung des Zellinhaltes, die Langerhans nach Osmiumpräparaten beschrieben hat. Langerhans, fährt Pfitzner fort, fasst die granulirte Beschaffenheit als im lebenden Thiere bestehend auf, während Flemming sie als Gerinnungsproducte der in den Vacuolen enthaltenen Flüssigkeit ansieht, welcher Ansicht ich ebenfalls beipflichten muss.

In der dritten Periode stehen nach Pfitzner die Leydig'schen Zellen mit ihrem grössten Durchmesser senkrecht zur Oberfläche der Haut, der Kern lagert excentrisch und liegt meistentheils der unteren Wand der Zelle an. An den Leydig'schen Zellen der unteren Schichte in der Epidermis ist das Zellenprotoplasma in dicken Strängen, die unter einander vielfach verbunden, besonders am Kern ein dichtes Netzwerk bilden. Diese Stränge färben sich mit Haematoxylin fast ebenso stark wie der Kern, der, homogener und durchsichtiger geworden, an Färbevermögen verloren hat; und da der Kern jetzt statt der rundlichen Lappung spitze Zacken zeigt, so gewinnt es an solchen Präparaten den Anschein, als wären Kern und Zellprotoplasma in ein Gerüstwerk verschmolzen. Erst an gelungenen Saffraninfärbungen sieht man eine scharfe Abgrenzung des Kerns gegen das ungefärbt bleibende Protoplasma. Pfitzner beobachtete nie eine Oeffnung an den Leydig'schen Zellen auch an abgestossenen Theilen der obersten Epidermislage. Ueber das Zugrundegehen der Leydig'schen Zellen kam er nicht in's Klare. Er nimmt eine Abstossung derselben mit den Epithelzellen zugleich an. Ferner behauptet Pfitzner eine Umwandlung der unteren Lage der Leydig'schen Zellen nach der dritten Periode in gewöhnliche Epidermiszellen.

Die Ergebnisse der Beobachtungen Pfitzner's sind:

„Eine Anzahl Zellen der unteren Epidermisschicht wandeln sich nun in Leydig'sche Zellen um, pflanzen dann ihre neugewonnene Gestalt durch Theilung direct fort und enden schliesslich wieder in der untersten Epidermisschicht als gewöhnliche Epidermiszellen."

Die Veränderungen der Leydig'schen Zellen bei dieser Umwandlung sind nach ihm folgende: Das Zellprotoplasma ordnet sich zu einem Gerüst zwischen Kern und Wand, dazwischen Va-

Digitized by Google

cuolen einschliessend, welche mit einer klaren, durch verschiedene Reagentien gerinnbaren, Flüssigkeit erfüllt sind, wobei man die Vacuolisirung wohl als das Primäre anzusehen hat. Gegen Ende des Larvenlebens nimmt diese Flüssigkeit immer mehr ab, das Protoplasmagerüst wird enger und einfacher, und die Zelle nimmt wieder ihre ursprüngliche Form an. Auffallend ist besonders das Verhalten des Kerns, der während der Grössenzunahme der Zelle immer kleiner und stumpflicher wird, dagegen bei der Grössenabnahme der Zelle wieder an Grösse und Abrundung gewinnt, um so zuletzt mit der Zelle zugleich, aber auf umgekehrtem Wege, zur Ausgangsform zurückzukehren.

Was die Bedeutung der Leydig'schen Zellen betrifft, so spricht ihnen auch Pfitzner eine secretorische Bedeutung zu, und zwar sollen sie nach ihm möglicherweise ein Secret für die Intercellularräume liefern. Wie das Secret abgegeben wird, lässt er unentschieden.

In seiner zweiten Mittheilung (57) behandelt E. Klein die Becherzellen der Darmzotten und der Lieberkühn'schen Krypten. Er beschreibt auch hier das intracelluläre Netzwerk in denselben und lässt dasselbe in Verbindung mit dem intranucleären Netzwerk treten. Er nimmt ferner eine Umwandlung gewöhnlicher, cylinderförmiger, Epithelzellen in Becherzellen an und zwar so, dass die interfibrilläre oder interstitielle Substanz bedeutend zunimmt und die Form ausbaucht. Klein behauptet entschieden, dass die Becherzellen lebende und keine degenerirten Zellen seien. „Die Becherzelle unterscheidet sich aber von der gewöhnlichen cylinderförmigen Epithelzelle nur insoweit, als die interfibrilläre oder interstitielle Substanz, welche in letzterer sehr spärlich ist, sich in hygroskopisches Mucin (oder Mucigen) umgewandelt hat und deshalb bis zu einem gewissen Grade angeschwollen ist, infolge dessen das Netzwerk mehr ausgedehnt wurde, und die Form der gewöhnlichen Epithelzelle in den charakteristischen Becher sich verwandelte.“

O. Drasch (58) betrachtet die Becherzellen in der Trachea als Zwischenstadien zwischen den Keilzellen und den Flimmerzellen und führt als Gründe für seine Ansicht an, dass er keine anderen Zellformen fand, welche den Uebergang zwischen Keil- zu den Flimmerzellen herstellten. Drasch gibt an, Becherzellen gefunden zu haben, die oben einen Saum besassen; durch Schwin-

Digitized by Google

den dieses Saumes werden die Becherzellen offen; die oben mit einem Saume versehenen Becherzellen bildeten die unmittelbaren Vorstadien der Flimmerzellen. Drasch's Schluss ist folgender: Die Keilzellen gehen durch die Formen der Becherzellen hindurch in polygonale, mit mehreren Fortsätzen versehene Zellen, an welchen zu einer bestimmten Zeit Flimmern auftreten, dadurch über, dass ihr Protoplasma und Kern von anderen nachrückenden Keilzellen emporgedrängt wird.

C. Frankenhäuser (59)[1]) bemerkte zwischen den Flimmerzellen in der Trachea häufig becherförmige Bildungen, aus welchen eine stark lichtbrechende, körnige, Masse, welche den grössten Theil des Bechers erfüllt, hervorragt. Nur der unterste Theil des Bechers enthält ein feinkörniges Protoplasma, in welchem ein kleiner oder ovaler, abgeplatteter, Kern liegt.

F. Leydig (60) untersuchte die Becherzellen aus der Haut verschiedener Fische auf ihr feineres Verhalten. Er bemerkt, dass in der Gestalt typische Verschiedenheiten vorzukommen scheinen und fährt dann fort: „Wir unterscheiden an den Zellen den Körper oder bauchigen oberen Theil und den unteren oder den Fuss. Der erstere umschliesst das „Secretbläschen", welches eine gewisse Punktirung an sich haben kann, als Ausdruck der Ansatzpunkte eines feinen Maschenwerkes, wie ich solches bezüglich der Becherzellen der Reptilien angezeigt habe. Der Fuss, als eigentlich noch übrig bleibender protoplasmatischer Theil der Zelle, erscheint entweder von ähnlich plattem Wesen, wie ich es von den gleichen Elementen der Blindschleiche (Anguis fragilis) dargestellt habe, oder er zeigt sich, indem er die Kante dem Beschauer zukehrt, als ein fadiger Fortsatz. Doch ist ausdrücklich zu bemerken, dass es auch Fälle gibt, wo der Fortsatz eine wirklich fadige Gestalt hat. — Der Kern der Becherzelle hat seine Lage im Anfangstheile des Fusses oder Fortsatzes; nur bei Ansicht von der Fläche erscheint er auch von rundlicher Form; in der Seitenansicht hingegen oder im optischen Durchschnitt zeigt er sich wie ein halbmondförmiger Strich, von einem gewissen glänzenden Wesen." Die Mündungsöffnung der Schleimzellen liegt bei Knochenfischen zwischen den Zellen der obersten Lage der Epidermis. Bei den

1) Nach Waller und Björkmann (No. 68), da mir das Original nicht zugänglich war.


Digitized by Google

Neunaugen fand Leydig Schleimzellen, bei welchen sich über dem Secretbläschen an Stelle des Stomas ein von Porencanälchen durchzogener Deckel befand, und er glaubt, dass diese Canälchen zusammen die Stelle einer einzigen Mündung vertreten. Leydig bemerkt dann weiter: Von Anfang an habe ich die Schleimzellen als abgeänderte Epithel- oder Oberhautzellen angesehen, und was ich jetzt bei obengenannten Fischarten von Neuem wahrgenommen, ordnet sich ungezwungen unter dieselbe Betrachtungsweise. Man sieht da und dort, wie in der Tiefe der Epidermis, kleine, geschlossene, Schleimzellen liegen, die sich nur durch das Vorhandensein eines Secretraumes von den andern umgebenden zelligen Elementen unterscheiden. Die grossen und grössten befanden sich höher und öffnen sich deutlich nach aussen derart, dass die Mündung als rundliche Lücke zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen liegt."

Leydig konnte, obwohl er es vermuthet, keinen Zusammenhang von Nerven mit den fadenförmigen Ausläufern der Becherzellen nachweisen.

Nach W. Pfitzner (61) besteht das Hauptcharacteristicum der Leydig'schen Zellen in der Epidermis der Salamanderlarve in einer eigenthümlichen Vacuolisirung des Zellinhaltes. „Diese Vacuolen sind mit einer klaren, vielleicht schleimartigen, Flüssigkeit gefüllt, die durch die meisten Reagentien in kleineren oder grösseren Körnern gerinnt. Das Protoplasma der Zelle wird durch die Vacuolisirung gezwungen, die Form eines Netzes anzunehmen. Die Maschen des Netzes sind am Kern sehr dicht und werden nach der Peripherie zu weiter, wodurch zugleich die wandständige Protoplasmaschicht mehr das Ansehen einer Membran gewinnt. Wenn man davon absieht, dass die Vacuolisirung das Primäre ist, so kann man sagen, dass das Protoplasma sich zu einem netzförmigen Gerüstwerk angeordnet hat, das zwischen Kern und Zellmembran ausgespannt ist. Dieses Netzwerk ist an frischen Präparaten deutlich wahrnehmbar, an gehärteten, namentlich aus den ersten Monaten, wieder meistens durch die körnigen Gerinnungen des Vacuoleninhaltes verdeckt."

Pfitzner beschreibt an dem Kerne der Leydig'schen Zellen tiefe Einschnürungen und bemerkt, dass es sehr schwer sei, ihn in späteren Stadien (4. Monat) von dem umgebenden Protoplasmanetzwerk zu unterscheiden; nur mittelst Saffraninfärbung

Digitized by Google

gelingt es nachzuweisen, dass der Kern vollkommen selbständig bleibt und nicht etwa seine Ausläufer mit den Protoplasmasträngen in Verbindung treten. Pfitzner beschreibt dann noch die regressive Umwandlung, die die Leydig-schen Zellen gegen die Zeit der Vollendung der Metamorphose des Salamanders eingehen. Ihre Bedeutung lässt er zweifelhaft.

Gelegentlich einer kritischen Besprechung der Drasch'schen Rudimentzellentheorie sagt Flemming (62) in einer Anmerkung: „Ich halte dagegen die Ansicht F. E. Schulze's für durchaus richtig, nach der die Becherzellen allerorten, wo sie vorkommen, eigenartige und besonders fungirende Epithelzellen darstellen, und möchte glauben, dass Drasch hiervon sich gleichfalls überzeugt haben würde, wenn er auch andere Epithelarten genauer geprüft, und vor Allem sich auch bei Evertebraten umgesehen hätte."

In einer hauptsächlich gegen Flemming gerichteten Arbeit (64) behauptet Drasch: Die Becherzellen des Epithels der Haut von Amphibien und Fischen und die des Trachealepithels sind Gebilde ganz verschiedener Natur, welche sich nicht nur durch ihre Form, sondern auch durch ihre Structur und ihre Lage im Epithel wesentlich von einander unterscheiden.

Er spricht den Becherzellen in der Haut der Amphibien und Fische jede Structur im Innern ab. Nur um den Kern fänden sich Protoplasmareste. Das Innere erscheint fast homogen. „Dieses Ansehen ist so ziemlich dasselbe, mag die Zelle frisch oder in Müller'scher Flüssigkeit untersucht werden. Auf Zusatz von Essig- oder Chromsäure entsteht ein äusserst feinkörniger Niederschlag in der Zelle; niemals wird durch Anwendung dieser Reagentien ein Netzwerk sichtbar. Auch bei Anwendung von Färbemitteln erzielte er nur eine diffuse Färbung. Er fährt dann fort: Die Becherzellen aus der Trachea zeigen durchwegs einen deutlichen Kern (Drasch fand nämlich an den Becherzellen aus der Oberhaut von Cobitis fossilis weder an geschlossenen noch offenen Zellen einen deutlichen grossen Kern) und im Zellenleibe hebt sich ein ausgeprägtes, mit Knotenpunkten versehenes Netzwerk ab. Dasselbe ist bald grobmaschig, bald feinmaschig und nimmt sehr begierig Farstoffe auf."

Auch die Vertheilung der Becherzellen in der Trachea spricht nach Drasch gegen die Auffassung derselben als selbstständige Gebilde.

Digitized by Google

„Die Becherzellen der Trachea sind mithin weder Kunstproducte, noch selbständige Gebilde im Sinne Schulze's und Flemming's, sondern sie sind die Uebergangsstadien von den Keilzellen zu den Flimmerzellen.“

Wie sehr Drasch im Unrechte ist, den Becherzellen in der Oberhaut der Fische eine netzförmige Structur abzusprechen, werden die nachfolgenden Untersuchungen ergeben, ebenso, dass Drasch's Schluss, die Becherzellen in der Oberhaut der Fische und Amphibien seien Gebilde ganz verschiedener Natur, ungerechtfertigt und haltlos ist und nur auf ungenügenden Beobachtungen beruht.

Kölliker (65) sieht die Becherzellen im Bronchialepithele als besondere Absonderungszellen an, wenn sie auch zu den neben ihnen vorkommenden Epithelzellen in einer genetischen Beziehung stehen. Was ihre Form anbelangt, so sind sie meist schlauchförmig und erreichen ausnahmlos mit einem verschmälerten Fortsatze die Mucosa; sie erscheinen so als zartgestielte Keulen. Die Becherzellen aus Müller'scher Flüssigkeit erschienen feinkörnig und blass. Gegen die Oberfläche des Epithels verschmälern sich alle Becherzellen und münden mit einer rundlichen Oeffnung frei zwischen den Flimmerzellen aus. An versilberten Flächenansichten konnte Kölliker die Stomata deutlich bemerken. Die Grösse und die Menge der Becherzellen ist in der Trachea und den Bronchien sehr wechselnd. In den letzteren fand Kölliker häufiger Becherzellen.

Was die Bedeutung der Becherzellen anbelangt, so scheint Kölliker kein Grund gegen die Annahme vorhanden zu sein, sie als Absonderungszellen anzusehen. Was die Entwicklung betrifft, so glaubt er sie am naturgemässesten auf Ersatzzellen zurückzuführen, obwohl er auch die Möglichkeit zugibt, dass aus Flimmerzellen Becherzellen hervorgehen. Kölliker spricht sich ferner entschieden gegen Drasch aus, dass eine Umwandlung von Becherzellen in Flimmerzellen stattfände. Keine Thatsache spräche dafür, dass offene, absondernde, Becherzellen wieder gewöhnliches Protoplasma und einen Basalsaum entwickeln. Kölliker erwähnt noch, dass es denkbar sei, dass die Becherzellen einen Zustand der Ruhe und der Thätigkeit haben. Im letzteren würden sie Schleim abgeben, im ersteren wieder Protoplasma bilden und aus diesem Schleim erzeugen.

Digitized by Google

C. Waller und G. Björkman (68), welche das Trachealepithel eingehend untersuchten, behaupten, die Becherzellen daselbst seien mucinhaltig. An der Mündung derselben bemerkten sie häufig Flimmerhärchen, was nach ihrer Ansicht eine Entstehung der Becherzellen aus Flimmerzellen bekundet. Der Zellenkörper erscheint von einem weitmaschigen Netzwerk feiner Fasern durchzogen, was hier deutlicher, als bei den Flimmerzellen hervortritt; durch diese grossen Maschen scheint er in mehrere grosse Räume abgetheilt zu sein, von welchen der Schlund oder Becher selbst den obersten darstellt und am deutlichsten hervortritt. In der Umgebung des Kernes bemerkten die Verfasser häufig Vacuolen.

V. Patzelt (69) spricht sich über die Becherzellenbildung im Dickdarmepithele bei Katzenembryonen folgendermaassen aus: „Mit dem Aelterwerden der Cylinderzelle tritt in derselben, zwischen dem Kerne und dem freien Rande, ein kleines Schleimtröpfchen auf, welches, je mehr die schleimige Metamorphose des Protoplasmas vorschreitet, immer grösser und grösser wird. Endlich durchbricht der schleimige Inhalt den Basalsaum und entleert sich in das Darmrohr. Nach der Entleerung collabirt die Becherzelle und wird verdrückt von ihren Nachbarzellen. — Diesem Vorgange verdanken die eigenthümlichen, von einer dünnen Protoplasmazone umgebenen, Kerne, welche man allenthalben neben normalen Cylinderzellen zwischen den Becherzellen findet, ihr Dasein. Allmählich regenerirt sich das Protoplasma der Zellen, und der Process der Becherbildung beginnt von Neuem, bis endlich die Zelle zu Grunde geht. — Die verdrückten und entleerten Becherzellen haben einige Aehnlichkeit mit den oft beschriebenen, von Ebstein so benannten „Ersatzzellen."

v. Wittich (71) bemerkt über die Becherzellen des Darmes Folgendes: Hinsichtlich der von Letzerich für die Fettresorption besonders in Anspruch genommenen Becherzellen glaube ich, dass sie nur verschiedene Entwicklungsstadien ein und derselben Zellenform darstellen und insofern als secretorische Organe aufzufassen sind, und scheint mir der Umstand, dass man oft in frischen Präparaten gar keine, nach Behandlung anderer Stücke desselben Organes mit doppeltchromsaurem Kali dagegen Becherzellen in grosser Menge auffindet, dafür zu sprechen, dass dieselben nicht Zellen eigener Art und Form bilden, sondern dass jede Epithelzelle unter dem Einfluss einer Schleimmetamorphose ihres Inhaltes

in eine Becherzelle umgewandelt werden könne. Oft findet man ja auch die Becherform in noch frischen, dem Thiere entnommenen, Darmzellen, in anderen Fällen dagegen kennzeichnet sich die Umwandlung durch ein verschiedenes Verhalten derselben gegen Reagentien, also wohl durch eine chemische Verschiedenheit.

B. Haller (72) bemerkt bei Beschreibung der Becherzellen aus der Mundhöhle der Rhipidoglossen, dass der Zellenleib am basalen Ende häufig ausgezackt sei, ähnlich wie bei anderen Epithelzellen.

„Am unteren basalen Viertel der Zelle, sagt Haller, nimmt das granulirte Protoplasma (im Sinne Protoplasma plus Paraplasma Kupffer's) nur einen geringen Theil der Zelle ein; dabei ist es ähnlich wie bei den Fischen vertheilt, d. h. nach oben und aussen an den Wänden der Theca ausgedehnt, nach der Mitte zu vertieft. Die Zelle erscheint so von ihrer Oberfläche aus ausgehöhlt, konkav. Der stets runde Kern liegt inmitten dieses unteren Abschnittes."

An manchen mit ammoniakalischem Carmin gefärbten Becherzellen fand Haller auch die oberhalb des sogenannten Protoplasmas gelegene Substanz tingirt.

Der Inhalt der Theca „das Secret" hängt mit dem unteren, granulirten, Theile der Zelle, der den Kern enthält, nicht zusammen, sondern zwischen beiden ist ein mehr oder weniger weiter Spalt sichtbar. Nur manchmal, und in seltenen Fällen, sind die beiden durch spärliche, äusserst zarte Fädchen noch verbunden. Ihre Verschiedenheit äussert sich auch darin, dass die obere Masse durch ammoniakalischen Carmin tingirt wird, während die untere in keinem Falle eine Tinction erfährt. Die untere Masse zeigt eben die den anderen Zellenarten eigene, bei stärkerer Vergrösserung netzartig angeordnete, Granulation.

Nach dem eben Beschriebenen glaube ich, fährt Haller fort, annehmen zu dürfen, dass der untere, granulirte, Theil der Becherzelle der Zellsubstanz, im Sinne Flemming's, gleich ist, der obere, im becherförmigen Theil sich findende, aber das Secret selbst vorstellt. Es wird in der Zellsubstanz erzeugt, dann allmählich in den Becher ausgeschieden und dort angehäuft, bis es durch die allzugrosse Anhäufung aus demselben ausgestossen wird. Diese Annahme gewinnt dann voll-

Digitized by Google

ends an Sicherheit, wenn wir erwägen, dass es bei den Becherzellen auch Stadien gibt, wo man den Becher leer findet. Ob dabei das Secret als solches, wie es sich im Becher der Zelle findet, ausgestossen ward, oder ob es, wie Flemming vermuthet, zuvor noch Veränderungen einging, hat mit jener Annahme nichts zu thun, wenn wir vollends erwägen, dass Secrettropfen auch nach ihrem Austreten aus dem Zellleibe Veränderungen eingehen können.

Uebrigens glaube ich nach dem mir Bekannten annehmen zu dürfen, dass die Becherzellen bei verschiedenen Thieren und an verschiedenen Stellen des Körpers nicht dasselbe Secret liefern.

Wir unterscheiden an den Becherzellen den vorderen, hohlen, Abschnitt, der den Becher vorstellt und das Secret zu bergen berufen ist, ferner den unteren Abschnitt, der, wie eben auseinandergesetzt wurde, den activen Theil der Zelle „die Zellsubstanz" vorstellt.

Den Bechertheil glaube ich als einen für den specifischen Zweck umgebildeten Abschnitt der Zellsubstanz, nach Art einer Cuticula, auffassen zu dürfen.

Was die Entstehung des Stomas betrifft, so glaubt Haller, dass der am oberen Ende der Zelle sich sammelnde Secrettropfen einen gewissen Druck auf die Cuticula ausübe, wodurch letztere durchreissen würde; möglich sei es aber auch, dass dieselbe gelöst würde. Durch den nach unten wirkenden Druck wird die Zelle allmählich von oben nach unten ausgehöhlt, ihre Form wird dabei eine breitere, und ein Theil der den Kern in sich schliessenden Zellsubstanz wird an das basale Ende gedrängt. Der obere Theil der nun becherförmigen Zelle geräth aber ausser Thätigkeit und empfängt nun seine definitive Aufgabe als Reservoir für das Secret.

P. Schiefferdecker (74) untersuchte die Becherzellen (Schleimzellen) in der Blase des Frosches und der Kröte. Nach ihm ist die Zelle von einer Membran umgeben, welche häufig eine flaschen- oder kalebassenartige Gestalt besitzt. In den meisten dieser Zellen bemerkte Schiefferdecker mehr weniger deutliche Spuren eines Netzwerkes, oder auch eine Körnung an Präparaten aus Müller'scher Flüssigkeit. Das Netzwerk steht mit der Membran in Verbindung, welche an diesen Stellen kleine Verdickungen erkennen lässt, bez. mit einer der Zellmembran dicht anliegenden Schicht. Um den am Rande liegenden Kern bemerkte

Digitized by Google

er häufig eine Anhäufung einer körnigen Masse. Auf vielen körnigen Zellen sah Schiefferdecker Drucklinien, die oft nach der Spitzenumgrenzung hinzogen. Auch Stomata bemerkte er.

An mit Eosin und Anilingrün gefärbten Blasen beobachtete Schiefferdecker ein eigenthümliches Verhalten der Becherzellen gegenüber beiden Farbstoffen, welche er als Thätigkeitszustände ansprechen zu können glaubt.

Als Anfangsstadium betrachtet er die protoplasmatisch körnige Zelle, welche eine deutliche rosa Eosinfärbung zeigt. In einem späteren Stadium treten dunkle Körnchen in der Zelle auf, der Kern wird platter und rückt an die Wand. Nach mehreren anderen Stadien, in welchen die Körnelung immer zunimmt, tritt endlich ein Netzwerk in der Zelle auf, das sich mit Anilingrün färbt, das immer dichter wird, wobei der Kern immer mehr sich abplattet. Das dichte Netzwerk löst sich nun wieder auf, und es tritt allmählich wieder das Anfangsstadium ein.

Wie oft eine solche Becherzelle solche Veränderungen eingehen kann, konnte Schiefferdecker nicht eruiren. Aber niemals bekam er Bilder, welche ihm ein Zugrundegehen der Zellen wahrscheinlich machten.

Was nun die Deutung dieser Bilder betrifft, so sagt Schiefferdecker Folgendes: Wir finden in dem Blasenepithel von Frosch und Kröte zerstreut eine Anzahl grobkörniger, protoplasmatischer, Zellen. In diesen wird wahrscheinlich ein Netzwerk vorhanden sein, denn nach unseren jetzigen Kenntnissen ist ja anzunehmen, dass eine jede Zelle eine derartige Structur besitzt, und die grobe Körnung findet hierdurch vielleicht ihre Erklärung. Nun jedenfalls färbt sich dieses Netzwerk mit Eosin und Anilingrün aber nicht. Es tritt nun in der Zelle die Umänderung ein, dass eine Substanz in ihr sich bildet, vielleicht als eine Modification des alten Netzwerks, welche sich mit Anilingrün färbt. Diese Substanz nimmt an Masse immer zu, bis sie schliesslich die ganze Zelle als Netzwerk durchzieht. Es wäre ja sehr wohl möglich, dass auf diesem Gipfel der Veränderung nur endlich das ganze alte Netzwerk in die neue Modification übergegangen ist, doch lässt sich darüber nichts sicheres aussagen. Während diese Veränderungen vor sich gehen, wandelt sich auch der Inhalt der Netzmaschen um, die intrareticuläre Substanz. Dieselbe erscheint heller, mehr flüssig, und die intensiv rosa Färbung macht einer

Digitized by Google

leicht rosabläulichen Platz. Der Kern verändert seine Lage, seine Form und seine Färbung. Seine Lageveränderung lässt darauf schliessen, dass bei den erst beschriebenen Veränderungen in der Zelle ein Stoff sich bildet, welcher mehr Platz einnimmt als der früher vorhandene, wodurch der Kern dann an die Wand und platt gedrückt wird. Die Aenderung der Färbung lässt annehmen, dass auch der Kern chemisch sich verändert. Wir müssen diese Umwandlung der rothen protoplasmatischen Zelle als den Ausdruck ihrer Thätigkeit auffassen. Die Stoffe, welche bei dieser Umwandlung gebildet werden, als das Secret der Zelle. Dass wir es hier mit einer secernirenden Zelle zu thun haben, dafür spricht das Vorhandensein der Oeffnung an der Spitze der Zelle und der Umstand, dass man öfter direct ein Vorquellen des Inhaltes aus dieser Oeffnung wahrnehmen kann. Die Zelle erinnert also durchaus an die gewöhnlichen Becherzellen. Bei diesem Heraustreten des Inhalts tritt nun aller Wahrscheinlichkeit nach nicht nur die intrareticuläre Substanz hervor, sondern auch ein Theil des Reticulum, denn man findet, wie wir gesehen haben, Zellen, bei denen dieses Reticulum viel weitmaschiger geworden ist, und andere, in denen es nur noch in Rudimenten vorhanden ist, und es ist dem ganzen Aeusseren nach wahrscheinlich, dass diese Formen Rückbildungsformen sind, wie wir oben sahen."

Schiefferdecker glaubt, dass die körnige Substanz um den Kern bei der Ausstossung des Secretes und der Neubildung des Zellinhaltes von Wichtigkeit sein kann. Er hält das Secret für ein schleimiges.

Die Zellen selbst sieht Schiefferdecker als einzellige Schleimdrüsen an, welche sich bald mehr in einem protoplasmatischen, bald mehr in einem schleimgefüllten, Zustande befinden.

Wenn man einen thätigen und einen unthätigen Zustand unterscheiden will, sagt Schiefferdecker, so muss man als den ersten wohl den betrachten, in welchem sich die Zelle umwandelt, und als den Gipfel der Thätigkeit also den, in welchem diese Umwandlung am weitesten vorgeschritten ist, in welchem die Zelle von jenem dunklen Netzwerk ganz erfüllt ist."

Was die Abstammung dieser Zellen betrifft, so hält Schiefferdecker zwei Annahmen für möglich. Erstens könnten sie sich aus den gewöhnlichen Blasenepithelzellen entwickeln. Zweitens könnte man annehmen, dass zu irgend einer Zeit der Entwicklung

Digitized by Google

des Thieres die Drüsenzellen aus dem Blasenepithel sich herausgebildet haben und sich seitdem als specifische Zellen weiter vermehren, gerade so, wie dies bei den zusammengesetzten Drüsen der Fall ist. Theilungsvorgänge konnte er in den Drüsenzellen der Blase nicht finden.

Schiefferdecker untersuchte dann noch die Schleimdrüsen von Säugethieren und fand in den Drüsenzellen derselben identische Formen und Umwandlungsstadien wie in der Amphibienblase.

J. H. List (75) fand im Blasenepithele von Rana esculenta und Rana temporaria Becherzellen, welche den von F. E. Schulze aus der Oberhaut der Fische etc. beschriebenen Formen ähnlich sind. Die in den tieferen Lagen des Epithels vorfindlichen Becherzellen sind sämmtlich geschlossen, während jene, welche die Oberfläche erreicht haben, zumeist mit einem Stoma versehen sind. Gestielte und ungestielte Becherzellen kommen vor. List beschreibt ein in der Theca vorfindliches Reticulum, zwischen welchem sich eine anscheinend homogene Masse befindet. Auch beobachtete er aus dem Stoma hervorragende Pröpfe. Der abgeplattete Kern liegt stets an der Wand und zwar zumeist am Grunde derselben.

List sieht auch die Becherzellen in der Blase mit F. E. Schulze als einzellige Drüsen an, welche zeitweise oder nur auf Reiz eine schleimartige Masse aus ihren Thecis durch die Stomata entleeren.

Was die Entwicklung der Becherzellen betrifft, so glaubt List, dass sie aus Epithelzellen in den tieferen Lagen hervorgehen.

Untergangsstadien von Becherzellen zu beobachten gelang ihm niemals.

In einer weiteren Arbeit (76) beschreibt List Becherzellen aus dem Cloakenepithele von Scyllium canicula. Es kommen gestielte und ungestielte Formen vor, und die Stiele mancher an die Oberfläche gerückten Becherzellen reichen bis zur Mucosa bez. zur elastischen Grenzmembran. Schon an in Müller'scher Flüssigkeit isolirten Becherzellen konnte List das Reticulum bemerken, welches noch deutlicher hervortrat nach Doppelfärbung der Schnitte mit Eosin-Methylgrün. Was die Entstehung des Stomas betrifft, so schliesst er sich der Auffassung F. E. Schulze's an, wonach man eine von einem Punkte ausgehende Dehiscenz der Membran sich zu denken hat. List betrachtet auch hier die Becherzellen als

Digitized by Google

einzellige Drüsen und spricht sich gegen Schiefferdecker aus, dass man die Becherzellen einfach mit den Drüsenzellen der Schleimdrüsen identificire. Er hält die von Schiefferdecker nach seinen Färbemethoden beschriebenen Thätigkeitszustände der Becherzellen als Entwicklungsstadien derselben.

Nach Eimer (77) ist die Entstehung der Becherzellen im Darme ein Erzeugniss des Regenerationsprocesses. „Die Becherzellen gehen, trotzdem sie später selbständige Gebilde sind, aus gewöhnlichen Epithelialzellen hervor und gehen zu Grunde, nachdem sie ihren Inhalt entleert, nachdem sie damit ihre Aufgabe, als einzellige Drüsen zu wirken, erfüllt haben."

Paulicki (79) beschreibt in den Schleimzellen (Leydig'schen Zellen), von ihm auch „Netzzellen" genannt, aus der Oberhaut des Axolotls ein Gerüstwerk. Das Protoplasma ist in Form eines schwammähnlichen Gerüstwerks zwischen Membran und Kern ausgespannt; in den Zwischenräumen befindet sich eine klare Flüssigkeit, welche in chemischer Beziehung dem Schleime nahe steht. In den mittleren Theilen der Zelle ist das Maschenwerk dichter als an der Peripherie. Die Kerne hatten in manchen Zellen ein lappiges Aussehen. Nach Paulicki ist die Membran an der inneren Seite mit Hervorragungen zum Ansatze der Protoplasmastränge versehen. An der Aussenwand der Membran sind rippenartige Verdickungen zu sehen, welche ein Gitterwerk darstellen. Neben diesen Leydig'schen Zellen, welche immer in der Tiefe bleiben, kommen in der Oberhaut auch Becherzellen vor, deren Protoplasma völlig homogen ist, und deren Kern stets am Grunde der Zelle liegt. Paulicki würdigte vollkommen den Unterschied der beiden Zellenarten. Er glaubt, dass sich die Becherzellen an jungen Thieren aus gewöhnlichen Epithelzellen entwickeln. Ihre Function besteht in der Absonderung von Schleim an die Oberfläche, und werden sie deshalb von ihm als einzellige Drüsen betrachtet. Die Function der Leydig'schen Zellen ist auch ihm unbekannt.

J. H. List (81) erwähnt das Vorkommen von Becherzellen im Cloakenepithele der Rochen. Er bemerkt, dass nach Behandlung mit Methylgrün oder nach verschiedenen Doppelfärbungen das Gerüstwerk sehr deutlich hervortritt. Sie sind nach ihm hier als einzellige Drüsen aufzufassen.

Derselbe (82) beschreibt Becherzellen aus der Oberhaut von

Digitized by Google

Torpedo marmorata. Die reticuläre Substanz (Filarmasse) trat besonders nach Tinction mit Bismarckbraun oder salpetersaurem Rosanilin hervor. Aus den Stomata konnte List sehr häufig Pröpfe hervorragen sehen, in welchen man das Reticulum meistens deutlich wahrnehmen konnte. Reticuläre (Filarmasse) und intrareticuläre Substanz (Interfilarmasse) wird ausgestossen, und nach List ist dieser Vorgang wahrscheinlich auf einen, hauptsächlich die Interfilarmasse betreffenden, Quellungsprocess zurückzuführen. Auch hier sind nach ihm die Becherzellen als einzellige Drüsen zu betrachten.

Nach Leydig (83) wird der obere Theil der Becherzellen von einem Secretraume eingenommen, der von einem Maschenwerk durchzogen ist.

Er sieht jetzt wohl Becherzellen und Schleimzellen als verschiedene Bildungen an, obwohl er sich über den Unterschied nicht bestimmt ausspricht. An den Schleimzellen konnte er nie Stomata bemerken.

List (84) beschreibt eingehend die Becherzellen im Cloakenepithele der Rochen. Der Inhalt besteht aus zwei Substanzen; eine in Form eines Gerüstwerkes die ganze Theca durchziehende, Farbstoffe sehr begierig aufnehmende, Substanz, von ihm Filarmasse genannt, und eine zwischen den Maschen befindliche, anscheinend homogene, Farbstoffe nur in geringem Maasse aufnehmende Substanz, Interfilarmasse. Auch Untergangsstadien konnte List beobachten.

Derselbe (85) beschreibt aus dem Blasenepithele verschiedener Amphibien Becherzellen, die dem Baue nach mit jenen schon früher vom Frosche beschriebenen übereinstimmen. Im unteren Theile der Theca der Becherzellen konnte List nicht selten eine grössere Ansammlung von Filarmasse beobachten, die sich an der Thecawand ringsum hinaufzog, und noch oben hin (gegen das Stoma) ausgebuchtet erschien.

Nach Holl (86) „nimmt die mit heller, leicht körnig getrübter, Masse erfüllte Theca (der Becherzellen aus dem Epithel der Papillae filiformes der Zunge von Salamandra mac.), welche die Form eines ausgebauchten Schlauches zeigt, den grössten Theil der Zelle ein, während auf den Fuss, der meist die Form eines Halbmondes darstellt, nur ein geringer Antheil entfällt. Der Fuss besteht aus einem dunklen, feinkörnigen Protoplasma mit

Digitized by Google

einem sehr grossen Kerne. Vom Fusse wird ein feiner, dunkler, anscheinend fester Protoplasmafaden abgesandt, von dem man oft sieht, wie er bei oder neben den Basalzellen verschwindet. Bei den grössten Becherzellen ist der Fuss der gebauchten Theca meist halbmondförmig oder dreieckig, dunkel, färbt sich intensiv, und die ganze Masse erscheint als Kern. Die kleineren Becherzellen haben einen fast dreieckigen Fuss; der Rest des durch den Zellkern nicht ausgefüllten Raumes des Fusses wird von einer gekörnten Protoplasmamasse erfüllt."

Holl bemerkt ferner, dass, je kleiner die Becherzelle, desto grösser der Fuss erscheine; je grösser die Zelle, desto niedriger der Fuss und eine um so geringere Protoplasmamenge sei in demselben enthalten. Stets konnte Holl dieses Verhältniss der Grösse der Becherzelle zu der des Fusses beobachten.

In einer kleineren Arbeit (88) hebt List die Unterschiede zwischen Becherzellen und Leydig'schen Zellen hervor. Die Becherzellen werden in unbefusste und befusste Zellen unterschieden, wobei erstere noch in ungestielte und gestielte Formen zu trennen sind.

In einer weiteren Arbeit (89) beschreibt derselbe aus dem Cloakenepithele von Haien Becherzellen, die mit denjenigen aus dem Cloakenepithele der Rochen vollständig übereinstimmen. In den „Schlussbetrachtungen" tritt derselbe nochmals für die Auffassung der Becherzellen als selbständige Gebilde ein und schildert dann etwas eingehender den Secretions- und den Ausstossungsprocess.

Max Schultze (90) berichtet über eine Arbeit von P. Marchi, welcher als die schleimabsondernden Gebilde in der Haut von Limax einzellige, flaschenförmige, Drüsen, welche auf die Oberfläche münden, fand. Alle enthalten einen Kern und etwas körniges Protoplasma, während der übrige Theil der Zellenhöhle von einer hyalinen, blasse Körnchen einschliessenden, Masse ausgefüllt ist. Die Drüsen sind also den Becherzellen analog gebaut.

Nach F. Boll (92) sind die Becherzellen als die Bereiterinnen des die Haut der Mollusken überziehenden und eigenthümlich klebrig-schlüpfrig machenden Schleimes anzusehen. Die Gestalt und Grösse derselben ist innerhalb des Molluskentypus eine äusserst wechselnde, meist eine mehr oder weniger flaschenförmige. Während sie in der Haut der Cephalopoden und Meeresgastropoden

Digitized by Google

nicht viel grösser sind, wie die gewöhnlichen, flimmernden oder cuticularen, Epithelzellen, erreichen sie in der Haut der Land Bewohnenden eine colossale Grösse, und bilden, in der Cutis eingebettet, mächtige, flaschenförmige, Gebilde. Die Theca ist von einer durchsichtigen, fadenziehenden, schleimigen, Substanz erfüllt, welche bei Betrachtung im durchfallenden Lichte sehr hell erscheint und die Becherzellen aus dem umgebenden, stets dunkleren, Gewebe hervorhebt. Boll konnte an den Becherzellen der Mollusken stets eine Membran nachweisen, welche mit dem verjüngten, im Niveau der Epithelzellen liegenden, Theile aufhörte, so dass sich der schleimige Inhalt frei auf die Oberfläche der Epidermis ergiessen kann. Er bemerkt ferner über die grossen, einzelligen, Schleimdrüsen der Pulmonaten, die er als Becherzellen betrachtet, dass dieselben am Grunde einen von wenig Protoplasma umgebenen Kern besitzen. Der bei weitem grösste Theil der Zelle ist mit Schleim gefüllt, welcher bei den meisten Härtungsmethoden (Osmiumsäure, Müller'sche Flüssigkeit) ein schaumiges Ansehen zeigt, welches mitunter ein kleinzelliges Epithel — wie es Semper[1]) abbildet — vorzuspiegeln im Stande ist.

W. Flemming (93) weist mit Recht darauf hin, dass man die einzelligen, grossen, Schleimdrüsen der Mollusken nicht einfach als Becherzellen (Schultze, Boll) betrachten könne, da sie keine epithelialen Gebilde sind.

Ch. Livon (101) beschreibt aus dem Darm von Cephalopoden (Octopus vulg., Eledone moschatus), der von einem Flimmercylinderepithel ausgekleidet ist, Becherzellen. Sie besitzen einen Hohlraum, der die eine Hälfte der Zelle einnimmt; die andere Hälfte ist von granulirtem Protoplasma erfüllt, in dessen Mitte sich der Kern befindet. Livon betrachtet sie als einzellige Drüsen.

L. Merk (102) empfiehlt als Object zum Studium des Secretionsprocesses an den Becherzellen die Oberhaut von Forellenembryonen. An den weitaus meisten Becherzellen geht die Secretion in der Weise vor sich, dass aus dem Stoma, welches häufig nur schlitzartige Form zeigt, Körnchen lebhaft ausgestossen werden und dann verschwinden. Dieser, von Merk mit dem Namen des „Körnchenplatzens" bezeichnete, Vorgang findet aber auch in der

1) C. Semper, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. VIII, 1857.

Digitized by Google

Weise statt, dass aus den Stomata Pröpfe austreten, von welchen sich dann unter der Erscheinung des Körnchenplatzens ein Theil loslöst und verschwindet.

Aber auch eine Abschnürung von Pröpfen konnte beobachtet werden, welch' abgelösten Theile ebenfalls unter Auftritt der besprochenen Bewegungserscheinung verschwanden.

Auch eine eigenthümliche Bewegung des Inhaltes der lebenden Becherzelle konnte Merk constatiren.

Auf Grund seiner Befunde an der Oberhaut von Forellenembryonen wendet sich nun derselbe gegen die von List (84, 87, 89) vertretene Quellungshypothese.

Im zweiten Theile seiner Arbeit kommt Merk nach Prüfung der gebräuchlichsten Härtungsmittel (Osmiumsäure, Chromsäure, Alkohol) zum Schlusse, dass keines dieser Reagentien die Becherzellen intact erhalte, und dass die von Schiefferdecker (74) und List (l. c.) beschriebenen Netzwerke innerhalb der Becherzellen nur Kunstproducte seien.

Untersuchungsmethoden.

Der grösste Theil der im Nachstehenden zur Beschreibung gelangenden Becherzellen stammt von Objecten her, die ich auch im frischen Zustande beobachten konnte. Wo immer es nur anging, untersuchte ich die Becherzellen im Zustande der natürlichen Durchfeuchtung ohne Zusatzflüssigkeit. Als indifferente Zusatzflüssigkeiten benützte ich: Humor aqueus, Jodserum und $^1/_2$%ige Kochsalzlösung.

Um die Zellen im Einzelnen studiren zu können, benützte ich in ausgebreitetem Maasse die Isolationsmethode. Als Isolationsmittel verwendete ich mit trefflichem Erfolge Müller'sche Flüssigkeit nach mehrwöchentlicher Einwirkung, 0,5%ige Osmiumsäure nach 24stündiger Einwirkung und nachfolgendes Zerzupfen in dest. Wasser oder verdünntem Glycerin ($^1/_2$ Vol. Glycerin + $^1/_2$ Vol. Aqua dest.), 0,1%ige Chromsäure nach ein- bis zweiwöchentlicher Einwirkung; endlich hatte ich früher noch Drittel-Alkohol verwendet nach 24stündiger Einwirkung und nachfolgender Tinction mit salpetersaurem Rosanilin oder dem verdünnten Renaut'schen Haematoxylin-Glycerin, um den Körnchenkreis um

Digitized by Google

den Nucleolus der Becherzellenkerne aus der Blase verschiedener Amphibien zur Anschauung zu bringen.

Die besten Erfolge erzielte ich mit der Schnittmethode. Wo immer es thunlich war, verschaffte ich mir ganze Schnittserien. Die Objecte wurden entweder einige Tage in Müller'sche Flüssigkeit gegeben, hierauf successive in 50%-, 70%-, 90%igem und absolutem Alkohol nachgehärtet; oder in 0,5%iger Osmiumsäure durch 24 Stunden belassen und hierauf in Alkohol allmählich nachgehärtet; namentlich lieferten mir aber nachstehende Verfahren treffliche Dienste:

2- bis 3tägige Härtung in $^1/_4$%iger Chromsäure, hierauf 24stündiges Auswaschen und successive Nachhärtung in Alkohol; oder 24stündige Härtung im Flemming'schen Gemische[1]) (1%ige Chromsäure: 15 Maasstheile, 2%ige Osmiumsäure: 4 Maasstheile, Eisessig: 1 Maasstheil) und allmähliches Nachhärten in Alkohol.

Sämmtliche Schnitte wurden an in Celloidin eingebetteten Objecten mit dem Reichert'schen Mikrotome hergestellt und sodann tingirt. Zur Tinction der Becherzellen, namentlich um das Gerüstwerk zu studiren, benützte ich jene Methoden, die ich schon ausführlicher[2]) beschrieben habe. Besonders leisteten mir salpetersaures Rosanilin und Bismarckbraun nach Weigert Treffliches bei Tinction des Gerüstwerkes in den Becherzellen. Ich verfuhr immer in der Weise, dass ich die aus schwachem (50%igem) Alkohol genommenen Schnitte in die betreffenden Farbstofflösungen gab und wartete, bis eine Ueberfärbung eingetreten war; hierauf gab ich dieselben in absoluten Alkohol zurück und liess den Farbstoff so lange ausziehen, bis die Tinction entsprechend war. Dass eigene Uebung dies immer am besten treffen wird, ist selbstverständlich.

Den grössten Theil der so gefärbten Schnitte schloss ich entweder, nach vorausgegangener Entwässerung und Aufhellung in Bergamottöl, in Canadabalsam ein oder hellte sie in verdünntem Glycerin auf.

Ich bemerke schliesslich, dass ich, besonders bei Untersuchung des Cloakenepitheles der Plagiostomen, auch 0,5%ige

1) W. Flemming, Mittheilungen zur Färbetechnik. Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie. Bd. I. p. 349. 1884.

2) J. H. List, Zur Färbetechnik. Ebenda. Bd. II. p. 145 f. 1885.

Digitized by Google

Goldchloridlösung nach Ranvier's Methode zum Nachweise eines etwaigen Zusammenhanges der. Becherzellen (bez. ihrer Stiele) mit Nervenästen benutzte. Das Gerüstwerk in der Theca trat stets scharf hervor.

(Ueber die Verwendung von Essigsäure und 1 $^0/_0$iger Chlornatriumlösung wird im Texte selbst berichtet werden.)

Form der Becherzellen.

Die Form der Becherzellen ist wohl eine sehr mannigfaltige. Jedes Epithel, in welchem dieselben vorkommen, liefert den besten Beweis hierfür. Man vergleiche nur zwei Querschnitte aus einem Cylinderepithel (z. B. Dünndarm) und aus einem geschichteten Pflasterepithel (Cloakenepithel verschiedener Plagiostomen). Während im ersteren die cylindrisch-walzenförmige Form überwiegt, findet man im letzteren fast nur kugelig blasenartige Becherzellen. Selbst in einem und demselben Epithele, z. B. der Oberhaut der Oberlippe von Cobitis fossilis, kann man die mannigfachsten, typisch verschiedenen, Formen neben einander finden. Im Allgemeinen kann man aber behaupten, dass durch die kugelig blasenartige oder mehr ellipsoidähnliche Form die Becherzelle charakterisirt ist.

Die Form der Becherzelle wird bestimmt durch die sie umgebende Membran, welche F. E. Schulze (28) als Theca bezeichnete. Dieselbe ist eine echte Zellenmembran, erscheint stets, sowohl an Isolationspräparaten als auch an Schnitten, doppelt contourirt. An ihrer äusseren Oberfläche scheint sie vollkommen glatt zu sein. Sowohl an frisch isolirten Becherzellen, als auch an mit den verschiedensten Methoden hergestellten Isolations- und Schnittpräparaten konnte ich nie, selbst bei Anwendung von Immersionslinsen, solche eigenthümliche Verdickungen auf der äusseren Thecawand beobachten, wie solche Langerhans (41) von den Leydig'schen Zellen auf dem Schwanze der Salamanderlarven beschrieben hat, und die W. Flemming (53) und W. Pfitzner (61) für den Ausdruck der Intercellularbrücken bez. für Verdickungen der Zellenmembran deuteten. An mit Müller'scher Flüssigkeit, einem von mir viel gebrauchten Reagens, isolirten Zellen, kann man zwar mitunter auf der Oberfläche Pünktchen wahrnehmen, die aber nichts anderes sind als noch anhaftende Theile der umliegenden Epithelzellen. Die Theca verhält sich

Digitized by Google

gegen Farbstoffe nahezu indifferent, ein Umstand, welcher dem Studium der Structurverhältnisse in ihrem Innern sehr zu statten kommt. Sie ist von derber Natur, denn sie erträgt mannigfache Drücke, die ihr von der Präparirnadel versetzt werden. Sehr häufig kann man aber auch in Isolationspräparaten zerknitterte Formen finden, welche den Angriffen nicht Widerstand zu leisten vermochten. Sie scheint ziemlich elastisch und wenig brüchig zu sein. Auch die Dicke der Membran wechselt bei den Becherzellen aus den verschiedensten Objecten. So betrug die Dicke der Theca der Becherzellen aus der Oberhaut von Torpedo marmorata c. 0,47 μ, diejenige von befussten Formen aus dem Epithel der Oberlippe von Cobitis fossilis 0,71 μ, während die Dicke der Becherzellenmembran aus der Oberhaut des Dottersackes von 18 mm langen Forellenembryonen 1,05 μ erreichte. Während nun die Theca selbst bei allen Becherzellen die früher allgemein erwähnten Formen zeigt, bildet sie nach unten zu bei einer nicht unbedeutenden Anzahl von Becherzellen eine Fortsetzung, welche oft sehr weit ist und den Kern mit aufnimmt, oder die nur als eine schwanz- oder stielartige Verlängerung erscheint, während der Kern in der Theca liegt. Aus diesem Grunde nun unterscheide ich in der nachfolgenden Beschreibung zwei typische Formen von Becherzellen, die aber, ich betone es im vorhinein, nur in ihren extremsten Formen einander gegenüberstehen und durch vielfache Uebergänge in einander überführen. Nur der leichteren Beschreibung und Charakterisirung halber stelle ich die zwei Formen, unbefusste und befusste Becherzellen, auf, die im Allgemeinen schon F. E. Schulze in seiner Arbeit (28) unterschied.

Die befussten Formen charakterisiren sich dadurch, dass bei ihnen der Kern stets in dem Anhange der Theca, dem Fusse liegt, während bei den unbefussten Becherzellen, die ich in ungestielte und gestielte Formen unterscheide, der Nucleus stets in der Theca sich befindet.

---

1. Unbefusste Becherzellen.

a. Ungestielte Formen.

(Taf. XXV; Taf. XXVI; Taf. XXVII, Fig. 1—4, Fig. 16, 18, 19, b, c; Taf. XXVIII, Fig. 2, a—m, Fig. 3, a—d, Fig. 1, n, Fig. 4, a—c; Taf. XXIX, Fig. 1, a—e, Fig. 2, a—c, e—g, Fig. 3, a, b, Fig. 5, a, b, Fig. 6, a, b, Fig. 8, a—c, Fig. 9, a—d; Taf. XXX, Fig. 1, a, b, Fig. 2, a, b, Fig. 6, b, g, Fig. 10, a, Fig. 11, a, Fig. 12, a—d.)

Die ungestielten Becherzellen sind bei den von mir untersuchten Thieren wohl in der Mehrzahl vertreten. Was die Form der Theca betrifft, so ist dieselbe entweder kugelig, ellipsoidähnlich, birnförmig; auch in die Länge gezogene, cylindrisch-walzenförmige, mit verschiedenen Verjüngungen im mittleren Theile versehene Formen sind anzutreffen. Nach oben zu verjüngt sich die Theca oft und bildet an den an die Oberfläche gerückten Becherzellen einen längeren oder kürzeren Hals, welcher der Theca ein flaschenförmiges Ansehen verleiht (Taf. XXV, Fig. 11, 12, 13, 14, 16, 17, 20—27; man vergl. auch die übrigen Tafeln). Nie konnte ich aber, selbst an den Becherzellen des Darmes, solche abgesetzte Hälse auffinden, wie sie Eimer (37) aus dem Verdauungstractus des Frosches beschrieben hat. Der Hals selbst bietet oft mannigfache Formen dar, der namentlich geöffneten Becherzellen eine gefässartige Form verleibt. Er erweitert sich nämlich sehr häufig an mit einem Stoma versehenen Becherzellen nach aussen hin, so dass der Hals einem der Theca aufgesetzten Trichter nicht unähnlich sieht. Ich habe schon gelegentlich bemerkt (74), dass nach meiner Meinung die Ausbildung eines Halses mit der Secretion in Beziehung steht, indem, wahrscheinlich in Folge eines Quellungsprocesses, die Theca zwischen die umliegenden Epithelzellen hindurch einen rüsselartigen Fortsatz streckt, um die Oberfläche zu erlangen und nach erfolgter Stomabildung das Secret zu entleeren. Es ist sehr wahrscheinlich, dass der Widerstand, den die Epithelzellen der eingeschlossenen Becherzelle entgegensetzen, auf die Form des Halses bestimmend einwirkt. Auch die Länge desselben ist sehr verschieden; bald ist er kurz und gedrungen, bald wieder sehr verlängert (man vergl. Taf. XXV, Fig. 13, 16, 17, 20, 21, 23, 24 u. s. f.). Wenn die Becherzelle mit einem Stoma versehen ist, so erweitert sich der Hals stets an der be-

Digitized by Google

treffenden Stelle, so dass derselbe dann einem der Theca aufgesetzten Trichter nicht unähnlich sieht. Die diesen Trichter bildende Wand begrenzt aber sehr häufig mit einer convexen Fläche das Lumen. Die Theca selbst erscheint stets doppelt contourirt und stark lichtbrechend. Die Grösse der unbefussten, ungestielten, Becherzellen variirt ausserordentlich sowohl in demselben als auch in den verschiedensten Epithelien. (Näheres vergl. man unter dem Capitel: Grösse der Becherzellen.)

b. Gestielte Becherzellen.

(Taf. XXVII, Fig. 5, 6, 9, 10, c, 12, 13; Taf. XXVIII, Fig. 3, e; Taf. XXIX, Fig. 2, d; Taf. XXX, Fig. 6, c, Fig. 9, c, Fig. 10, b—e, Fig. 11, b.)

Was die Thecaform der gestielten Becherzellen anlangt, so stimmt dieselbe im Grossen und Ganzen wohl mit den ungestielten überein. Man kann ebensolche kugelige oder mehr ellipsoidähnliche und cylindrisch-walzenförmige Thecae finden. An dem unteren, den Nucleus aufnehmenden, Theil der Theca bemerkt man nicht selten eine Ausbauchung zur Aufnahme desselben. Wie bereits erwähnt, charakterisiren sich die gestielten Becherzellen dadurch, dass der Kern stets in der Theca zu liegen kommt. Der Stiel, jenes eigenthümliche Anhangsgebilde, zeigt nun eine ausserordentliche Verschiedenheit. Während er in manchen Fällen kurz und gedrungen ist (sehr häufig in den in den tiefsten Epithelschichten vorkommenden Becherzellen), erscheint er an anderen Formen dünn, fadenförmig und übertrifft nicht selten die Thecalänge um das Doppelte (Cloakenepithel von Scyllium canicula) (Taf. XXX, Fig. 10, e). In der Regel erscheint der Stiel wohl konisch, wobei der dickere Theil (Basis des Stieles) unmittelbar über dem Kern liegt und sich allmählich nach unten zu verjüngt (Taf. XXX, Fig. 10, d; Taf. XXIX, Fig. 2, d; Taf. XXVII, Fig. 5). Oder aber der Stiel setzt sich scharf von der Theca ab, zeigt durchgehends gleiche Dicke, ist fadenförmig (Taf. XXX, Fig. 10, e); oder der Stiel endet unten mit einer Verbreiterung oder kolbenförmigen Anschwellung (Taf. XXX, Fig. 10, c). Nicht selten ist der Stiel nach einer Seite comprimirt und erscheint dann bandartig. Mitunter kann man nun an besonders fadenförmigen Stielen verschiedene Windungen bemerken, welche zwischen die umliegenden Epithelzellen hindurchziehen (Cloakenepithel von Scyllium z.

Digitized by Google

B.). Was den Inhalt des Stieles betrifft, so erscheint derselbe bei exquisiten gestielten Formen an Isolationspräparaten homogen und stark lichtbrechend, wie die Theca; hie und da kann man allerdings auch eine geringe Granulation bemerken. Auch Farbstoffe nimmt derselbe nur in sehr geringem Maasse auf. An mit den verschiedensten Methoden isolirten Formen oder an tingirten Schnitten konnte ich häufig in dem Stiele keine Spur von Filarmasse, die etwa netzartige Anordnung zeigte, finden. Ich glaube die Bildung des Stieles durch ein Verschmelzen der unter dem Nucleus sich nach unten fortsetzenden Thecawand erklären zu können. Nun findet man in den in den untersten Epithelschichten vorkommenden Becherzellen stets kurze und gedrungene Stiele. Je höher jene hinaufrücken, desto länger und dünner wird der letztere. Es ist sehr wahrscheinlich, dass durch den Druck der umliegenden Epithelzellen der Stiel seine mannigfache Form erhält. Nun kann man allerdings auch sehr häufig in den verschiedensten Epithelien Becherzellen treffen, die man mit demselben Rechte für gestielte und befusste Formen halten könnte. Die Theca zeigt unten eine Ausbauchung zur Aufnahme des Nucleus, und unter demselben befindet sich ein Fortsatz, welcher von einer deutlichen, doppelt contourirten, Membran umgeben ist, und welcher einen Inhalt beherbergt, der an Isolations- oder auch Schnittpräparaten entweder nur eine fein granulirte Beschaffenheit besitzt, in vielen Fällen aber (häufig zwar nur sehr undeutlich) eine ausgesprochene netzartige Structur, die an die Filarmasse in der Theca erinnert, zeigt (Dünndarmepithel von Wirbelthieren, Taf. XXX, Fig. 8, c—e). Ein solcher Stiel, der also ebenfalls wie die Theca Filar- und Interfilarmasse enthält, erscheint aber an gefärbten Präparaten nie so intensiv tingirt, wie der Thecainhalt. Im Tinctionsverhalten stimmt derselbe stets, auch bei Anwendung von Doppeltinctionen, mit den umliegenden Epithelzellen überein. Im Trachealepithel von Emys caspica konnte ich häufig solche eigenthümliche Becherzellenformen finden (Taf. XXX, Fig. 9, a—c). Es ist möglich, ja sehr wahrscheinlich, dass durch einen Umwandlungsprocess der Inhalt eines solchen Stieles in jene eigenthümliche glänzende Masse, die zum grössten Theile exquisite Stiele bildet, übergeführt wird. Schon an den tiefst liegenden Becherzellen gelingt es oft, kurze gedrungene Stiele aufzufinden, welche aus jener stärker lichtbrechenden Masse zu

Digitized by Google

bestehen scheinen. Was die Grösse der Stiele anlangt, so ist dieselbe wohl äusserst verschieden. Während an manchen Formen der Stiel nur kurz und buckelartig ist, zeigt er bei anderen Becherzellen eine solche Länge, dass er von der obersten Epithellage bis zur Bindegewebslage reicht. Die längsten Stiele fand ich im Cloakenepithele von Scyllium canicula. Die grösste Länge betrug 72 μ. (Näheres vergl. man unter dem Abschnitt: Grösse der Becherzellen.) Einen Zusammenhang der Stiele der Becherzellen mit Nervenästen nachzuweisen, ist mir trotz vielfacher Versuche nicht geglückt [1]).

2. Befusste Becherzellen.

(Taf. XXVII, Fig. 7, 8, 11, a, b, c (?), 14, a—c; Taf. XXVIII, Fig. 1, a—m; Taf. XXX, Fig. 4, a—e, Fig. 6, a, d—f, Fig. 8, a—b, Fig. 14, a—c.)

Als ausgeprägten Typus befusster Becherzellen betrachte ich die Formen, welche in der Oberhaut der Oberlippe von Cobitis fossilis vorkommen (Taf. XXVIII, Fig. 1, a—m; Taf. XXX, Fig. 4, a—e).

Die befussten Becherzellen sind dadurch ausgezeichnet, dass der Nucleus stets in der unteren, handhabenförmigen, Fortsetzung der Theca, dem „Fusse" liegt.

Die befussten Formen, die bereits von F. E. Schulze (28) in richtiger Würdigung des Unterschiedes von den ohne Anhang versehenen unbefussten Becherzellen getrennt wurden (Schulze wurde durch die Befunde im Dünndarmepithel dazu veranlasst), sind nicht so verbreitet und so zahlreich zu finden, wie die unbefussten. Die Form der Theca ist nun entweder mehr sphärisch (seltener) oder ellipsoidähnlich, sehr häufig aber in die Länge gezogen und cylindrisch-walzenförmig (Taf. XXX, Fig. 4, b, c, e). Auch kann die Theca mannigfache Einbuchtungen zeigen. Sehr häufig verjüngt sie sich nach oben zu und bildet einen wohl ausgeprägten Hals, der der Theca dann ein flaschenförmiges Ansehen

1) Als Curiosum führe ich an, dass es B. Haller (Studien über marine Rhipidoglossen II., Morpholog. Jahrbuch, Bd. XII, 1885) wahrscheinlich erscheint, dass die Becherzellen mit Nervenästen in Verbindung stünden. Allerdings bleibt der Autor den dazu erforderlichen subepithelialen Nervenplexus nachzuweisen schuldig.

Digitized by Google

verleiht. An geöffneten Formen sitzt dem Halse das rundliche Stoma auf (vergl. Taf. XXX, Fig. 4, d, e, Fig. 6, d, e, f). Nach unten zu setzt sich nun die Theca fort und bildet den charakteristischen Fuss. Dass derselbe nur eine Fortsetzung der Theca ist, kann man sich an Isolationspräparaten, wie auch an Schnitten überzeugen. Man bemerkt nämlich an wohl ausgebildeten befussten Formen, dass die doppelt contourirt erscheinende Thecamembran sich nach unten zu sehr häufig plötzlich verjüngt und deutlich den ganzen Fuss umgibt (Taf. XXX, Fig. 14, a, c). Der Fuss erscheint dann nur als eine verjüngte Fortsetzung der Theca nach unten.

Die Form des Fusses ist wohl sehr mannigfaltig. Während er in vielen Fällen cylindrisch-walzenförmig ist, erscheint er dann am unteren Ende oft kolbenförmig verdickt und gleicht einer Handhabe (Taf. XXX, Fig. 4, b, Fig. 14, a). Dann zeigt er wieder mehr plumpe, verdickte, Form und verjüngt sich nach unten (Taf. XXX, Fig. 4, a), oder die cylindrisch-walzenförmige Form endet zugespitzt, schwanzartig (Taf. XXX, Fig. 4, d, Fig. 6, a), oder die cylindrisch-walzenförmige Form des Stieles zeigt am unteren Ende selbst einen oder mehrere kleinere Fortsätze (Taf. XXX, Fig. 14, b). Manchmal kann man auch kugelig aufgetriebene Fussformen beobachten. Nicht selten zeigt er in der Mitte, oder am oberen, der Theca zunächst liegenden Theile, eine Auftreibung zur Aufnahme des Kernes (Becherzellen aus dem Darme der Wirbelthiere, Taf. XXX, Fig. 8. a, b).

Ich habe bereits oben bemerkt, dass man häufig Fussformen findet, welche ganz von einer doppelt contourirten Membran umgeben sind. In sehr vielen, ja den meisten Fällen, ist es nun nicht möglich, die Membran um den ganzen Fuss nachweisen zu können, sondern sie lässt sich bis zu einem bestimmten Theil desselben verfolgen und erscheint dann von dem Inhalte nicht mehr differenzirt (Taf. XXVIII, Fig. 1, b, e, m). Der Fuss grenzt sich nun gegen die Theca stets deutlich ab und zwar mit einer nach oben concaven, einem Hohlkugeltheile sehr häufig ähnlichen, Fläche. Der Fuss erscheint so als der untere Theil eines Kelches, dessen Gefässwandung die Theca vorstellen würde. Hier und dort findet man allerdings, dass die Theca sich vom Fusse nicht scharf absetzt, sondern dass beide allmählich in einander übergehen (Taf. XXX, Fig. 6, a). Solche Becherzellen erscheinen wie lange

Digitized by Google

Schläuche im Epithel, und es ist nicht möglich, eine Grenze zwischen Theca und Fuss zu ziehen. Dass sie als befusste Formen anzusehen sind, lehrt die Lage des Kernes. Auch die Grösse der Füsse ist ausserordentlich variabel. Die längsten befussten Becherzellen fand ich im Epithel der Oberlippe von Cobitis fossilis. Die grösste Länge des Fusses, die ich messen konnte, betrug 116 μ. (Näheres über die Grösse vergl. man unter dem Capitel: Grösse der Becherzellen.)

Am Schlusse dieser Erörterung möchte ich Becherzellenformen zur Sprache bringen, welche man als gestielte und als befusste Formen ansehen kann. Namentlich im Dünndarm bei Wirbelthieren (Taf. XXX, Fig. 8, c, d, e) trifft man sehr häufig Formen, welche dadurch ausgezeichnet sind, dass die Theca am unteren Theile eine Ausbauchung zur Aufnahme des Kernes, der mannigfache Form besitzt, zeigt. Nach unten zu verjüngt sich nun diese Ausbauchung entweder sehr rasch oder allmählich und bildet einen Fortsatz, welcher oft sehr dünn, stielartig, mit glänzendem Inhalte versehen, oder breiter und konisch erscheint. Im letzteren Falle zeigte der Inhalt des Fortsatzes an Isolationspräparaten eine granulirte Masse, als Ausdruck eines undeutlichen Gerüstwerkes von Filarmasse. Zwischen den kleinen undeutlichen Maschen derselben befindet sich anscheinend homogene Interfilarmasse. Sehr häufig liegt nun der Kern der Thecamembran dicht an. In sehr vielen Fällen aber bemerkt man um den Kern Filarmasse liegen, welche durch ihre dichte Anordnung an Isolationspräparaten auffällt und der dichten Granulirung der Autoren entspricht. Manchmal kann man bemerken, dass diese Filarmasse sich hohlkugelartig gegen den Thecainhalt abgrenzt. Was das Tinctionsverhalten der Filar- und Interfilarmasse dieses Fortsatzes anlangt, so färben sich dieselben bedeutend weniger als die der Thecae. Das Verhalten stimmt am meisten mit demjenigen der Zellsubstanz der umliegenden Epithelzellen überein. Was diese zweifelhaften und oft sonderbaren Formen betrifft, die besonders im Cylinderepithel sehr häufig zu treffen sind, so bleibt es der Auffassung des Beobachters anheimgestellt, sie als gestielte oder befusste Formen anzusehen. Ob es möglich ist, dass unter Umständen (durch Druckverhältnisse z. B.) aus befussten Formen durch Zusammendrücken des Fusses und Hinaufschiebung des Kernes in die Theca unbefusste, gestielte, Becherzellen hervorgehen können, kann ich nicht entscheiden.

Digitized by Google

Grösse der Becherzellen.

Die Grössenverhältnisse der Becherzellen sind ausserordentlich mannigfaltig. Die Grösse derselben variirt nicht nur in verschiedenen Epithelien, sondern auch im selben Epithele kann man neben der grössten Form die kleinste finden.

In folgender Tabelle gebe ich eine Zusammenstellung der Grösse verschiedenster Becherzellen, die aus Isolations- als auch Schnittpräparaten gewonnen wurden. Die Grösse ist in $\mu = 0{,}001$ mm ausgedrückt, und wurde überall die grösste und die kleinste aufgefundene Zahl notirt.

Object.	Thecalänge.	Querdurchmesser der Theca.	Stiellänge.	Fusslänge.
Oberhaut des Rückens von Torpedo marmorata	77	36	—	—
	24	28	—	—
	56	42	—	—
Cloakenepithel von Torpedo marmorata	47	36	—	—
	14	13	—	—
Cloakenepithel von Raja Schultzei	52	46	—	—
	26	4	—	—
	14	13	—	—
	22	18	3	—
Cloakenepithel von Raja marginata	48	22	—	—
	10	9	—	—
	36	23	9	—
Cloakenepithel von Raja miraletus	46	30	—	—
	18	14	—	—
	23	14	18	—
Cloakenepithel von Squatina vulgaris	60	46	17	—
	19	17	—	—
Cloakenepithel von Mustelus laevis	42	36	—	—
	63	45	25	—
Cloakenepithel von Scyllium canicula	55	33	—	—
	30	14	72	—
	22	12	7	—
Oberlippe von Cobitis fossilis	145	25	—	—
	35	2	—	18
	26	22	—	9
	64	16	—	33
	36	18	—	116

Digitized by Google

Object.	Thecalänge.	Querdurchmesser der Theca.	Stiellänge.	Fusslänge.
Bartel von Cobitis fossilis	80	20	—	22
	89	27	—	—
	72	7	—	12
	52	23	—	44
Oberhaut von Cobitis fossilis	33	27	—	—
	20	17	—	—
Blase von Rana esculenta	33	21	16	—
	28	24	—	—
	21	16	—	—
Blase von Bufo vulgaris	28	14	—	—
	21	17	14	—
	18	16	—	—
Dünndarm von Falco tinnunculus	20	19	—	10
	16	13	—	9
	19	13	—	47
Dünndarm von einer Katze	28	18	21	—
	21	17	4	—
	20	17	—	—
Trachealepithel von Emys caspica	21	11	8	—
	20	8	17	—
Conjunctivalepithel des Menschen	6	6	—	—
	19	16	—	—
Einzellige Drüsen im Fuss von Tethys fimbriata	147	54	—	—

Ich bemerke im Anschlusse an vorstehende Tabelle, dass die Dicke des Fusses, wegen der oft mannigfaltigen Form, in Zahlen anzugeben wohl sehr schwer fällt. Ich habe dies deshalb unterlassen und mögen es die Abbildungen ersetzen.

Inhalt der Theca der Becherzellen.

Der Inhalt der Theca, wie F. E. Schulze (28) den von der Membran umschlossenen aufgetriebenen Theil der Becherzellen benannte, besteht bei sämmtlichen von mir untersuchten unbefussten und befussten Formen aus zwei Substanzen. Eine in Form eines, polygonale oder mehr rundliche Maschen bildenden, die ganze Theca durchziehenden, Gerüstwerkes angeordnete, bestimmte Farb-

Digitized by Google

stoffe sehr begierig aufnehmende, aus Strängen bestehende Substanz, Filarmasse, und eine zwischen den Maschen befindliche, anscheinend homogene, Farbstoffe nur in geringerer Menge aufnehmende Substanz, Interfilarmasse.

Filarmasse.

Beobachtet man frische Becherzellen (Taf. XXIX, Fig. 10—12, Taf. XXVII, Fig. 18), so erscheinen dieselben stets dunkler, als die sie umgebenden Epithelzellen. Die Filarmasse besteht aus schwach lichtbrechenden Strängen von verschiedener Dicke und Länge, die die Maschen des Gerüstwerkes bilden. Die Form, Dicke und Länge der einzelnen Stränge variirt nicht nur in den Zellen aus den verschiedensten Objecten, sondern selbst in einer und derselben Zelle kann man mannigfache Unterschiede wahrnehmen.

Was die Form der Stränge betrifft, so ist dieselbe entweder gerade, gebogen oder auch geknickt. Während sie im mittleren Theile ziemlich gleich dick sind, sind sie an den beiden Enden in der Regel etwas angeschwollen. Die einzelnen Maschen erscheinen als polygonale Felder von verschiedenster Form, deren Ecken durch knotenartige Verdickungen markirt sind. Wie die Form, so variirt auch die Dicke und Länge. Während in den Becherzellen aus der Oberhaut von Torpedo (Taf. XXV) die Dicke der Stränge fast mit der Dicke der Theca übereinstimmt (0,47 μ), obwohl auch dickere Stränge sehr häufig, ja fast in jeder Zelle zu beobachten sind, erreichen die Stränge in den Becherzellen aus der Oberhaut der Oberlippe von Cobitis nie die Dicke der Thecamembran, die etwa 0,71 μ beträgt, sondern erreichen etwa 0,6 μ. In den Becherzellen aus dem Cloakenepithele von Raja marginata beträgt die Dicke der Stränge etwa 0,47 μ, stimmt also mit derjenigen aus der Oberhaut von Torpedo überein. In manchen Becherzellen kann man an Schnittpräparaten oft doppelt so dicken Strängen begegnen. Es muss zugegeben werden, dass oft sehr nahe aneinanderliegende Stränge an Tinctionspräparaten einen einzelnen Strang vortäuschen können. Aber an sehr scharfen Bildern konnte ich mich mit Benutzung von Immersionslinsen doch von dem Vorhandensein der verschiedenst dicken Stränge überzeugen. Auch die Länge unterliegt ziemlichen Schwankungen. Man findet

Digitized by Google

deshalb auch in einer Zelle die mannigfachsten Maschenformen, vom regelmässigen bis zum unregelmässigsten, zum Theil von geraden, zum Theil von bogenförmigen Strängen gebildeten Polygon. Wenn man nun die Anordnung der Maschen auf Quer- und Oberflächenschnitten studirt, so kann man bemerken, dass von den einzelnen Knotenpunkten nach allen Richtungen des Raumes Stränge abgehen und auf diese Weise ein die ganze Theca durchziehendes, aus den mannigfach geformten Maschen gebildetes Gerüstwerk zu Stande kommt. Die Flächen der einzelnen Maschen liegen in den verschiedensten Ebenen, so dass dieselben die mannigfachsten Polyeder bilden. Die ganze innere Oberfläche der Theca wird von einem Maschenwerke umsponnen (Fig. 13, Taf. XXV) und auf Schnitten kann man häufig knotenartige Verdickungen an der Innenfläche der Thecawand beobachten, die bereits Schiefferdecker (74) beobachtet hat, die er aber als Verdickungen der Zellmembran betrachtete. An gelungenen, tingirten, Schnitten kann man sich aber überzeugen, dass diese Knoten zur an der Innenfläche der Theca liegenden Filarmasse gehören. Sehr häufig konnte ich beobachten, dass die Maschen kleiner und zahlreicher gegen das Innere der Theca wurden, während sie am Umfange der inneren Thecaoberfläche grösser und infolgedessen weniger zahlreich erschienen (man vergl. Fig. 13 und 14, Taf. XXV). Der ganze Thecainhalt ist demnach von einem Netze der Filarmasse, die der inneren Thecaoberfläche anliegt, umstrickt. Sehr häufig kann man an, namentlich geschlossenen, Formen am Grunde der Theca eine grössere Ansammlung von Filarmasse beobachten (Taf. XXV, Fig. 1, 2, 3, 4). An ungefärbten Isolationspräparaten (aus Osmiumsäure oder Müller'scher Flüssigkeit) erscheint diese Masse häufig als dichte Granulation. Schon F. E. Schulze (28) erwähnt diese „Protoplasmamasse (aus den Becherzellen der Fischoberhaut), die sich ringsum an der Innenfläche der Theca, allmählich dünner werdend, etwas emporzieht, so dass ihre Oberfläche eine dem Centrum der Theca zugewandte Concavität zeigt und der helle Thecainhalt auch nach dieser Seite hin stets eine kugelige Begrenzungsfläche erhält." An tingirten Schnitten kann man sich überzeugen, dass die Filarmasse daselbst ausserordentlich gedehnte Maschen bildet, dass die Stränge fast aneinander zu liegen kommen und dass sich dieselben nach oben mit einer Concavität abgrenzen. Wie bereits mehrfach erwähnt, nimmt die Filarmasse gewisse

Digitized by Google

Farbstoffe, namentlich Anilinfarben, äusserst begierig auf, und erleichtert an tingirten Schnitten das Studium ungemein. Die verschiedenen Veränderungen derselben, welchen sie beim Secretionsprocesse unterworfen ist, werden später besprochen werden.

Die Filarmasse steht in keinem Zusammenhange mit der Thecamembran. Als Beweis dagegen möchte ich die schon früher (89) erwähnte Thatsache anführen, dass mir an Schnitten aus dem Cloakenepithele von Squatina vulgaris gelang, Thecamembran mit Kern und herausgefallenem Inhalt zu beobachten, ohne dass ich an der inneren Thecawand nur eine Spur gerissener Stränge beobachten konnte. Das ganze Gerüstwerk der Filarmasse steht im Zusammenhange. An den Knotenpunkten der einzelnen Maschen konnte ich nie eine Trennungslinie, oder eine Kittmasse, die die einzelnen Stränge mit einander verbindet, bemerken. Das Maschenwerk erscheint demnach als eine einzige, zusammenhängende, organische Masse.

Schon an einem anderen Orte (84) habe ich die Beobachtung mitgetheilt, dass man an lebenden Becherzellen innerhalb der Theca eigenthümliche Bewegungen der Filarmasse sehen kann, die sich aber nur sehr schwer verfolgen lassen.

Mir schien es damals (Cloakenepithel von Torpedo), als ob die Knotenpunkte der Stränge der Filarmasse sich näherten und dann wieder entfernten. Inwieweit dieser Vorgang mit den in der Zelle intra vitam sich abspielenden Secretionserscheinungen in Beziehung steht, bin ich nicht im Stande anzugeben.

Wenn man 1 prc. Chlornatriumlösung auf frische Becherzellen wirken lässt, bemerkt man ein deutliches Hervortreten des Gerüstwerkes der Filarmasse, die auch stärker lichtbrechend wird. Concentrirte Essigsäure hingegen lässt die Stränge weniger stark lichtbrechend erscheinen als im frischen Zustande.

Interfilarmasse.

Zwischen den Maschen der Filarmasse befindet sich eine anscheinend homogene, Farbstoffe weit weniger begierig aufnehmende, an Masse dieselbe bedeutend überragende, Substanz, Interfilarmasse. Dieselbe füllt die ganze Theca aus und verhält sich in einzelnen Maschen, was Tinctionsvermögen anbelangt, verschieden (man vergl. Taf. XXV). In manchen Maschen erscheint dieselbe

Digitized by Google

stärker tingirt, und besonders bemerkte ich dies Verhalten in den dem Nucleus zunächst liegenden Maschen. In wie weit sich hier chemische Vorgänge innerhalb der Theca abspielen mögen, kann ich nicht entscheiden. Manchen Doppeltinctionsmethoden gegenüber verhält sich die Interfilar- von der Filarmasse verschieden (Taf. XXIX, Fig. 2, 3)[1]). So fand ich, dass an Schnitten, die mit Bismarckbraun-Methylgrün gefärbt worden waren, die Filarmasse sich intensiv braun, die Interfilarmasse aber grünlich, oder bräunlich-grün tingirte. Dies eigenthümliche Verhalten weist jedenfalls auf einen chemischen Unterschied beider Substanzen hin. Ueber die Constitution beider vergl. man das Capitel: Becherzellen und Schleimdrüsenzellen.

Inhalt des Fusses (Taf. XXVII, XXVIII, XXIX, XXX).

Auch der Inhalt des Fusses besteht aus zwei Substanzen: eine in Form eines mehr weniger deutlichen, aus Maschen bestehenden, Gerüstwerkes angeordnete Substanz, Filarmasse, und eine zwischen den Maschen befindliche, anscheinend homogene, Interfilarmasse. Die Filarmasse besteht ebenfalls aus verschieden langen und dicken, sich intensiver tingirenden, Strängen. In manchen befussten Formen (Taf. XXX, Fig. 14, a, c) konnte ich allerdings im oberen Theile des Fusses ein dichtes Netzwerk, aus Filarmasse bestehend, welches gegen die Theca zu ausgebildeter, gegen das Fussende zu aber undeutlicher wurde und daselbst in eine Granulation überging, bemerken. Die Filarmasse der Theca steht in Verbindung mit derjenigen des Fusses, so dass dieselbe nur als eine Fortsetzung der ersteren erscheint. Nie tingirte sie sich aber so scharf und intensiv als diejenige der Theca. Die Interfilarmasse erschien stets schwächer gefärbt. Die Stränge der Filarmasse des Fusses zeigten ebenfalls in Länge, Dicke und Form mannigfache Variation, so dass die Maschen bald rundlich, bald mehr polygonal erschienen. Ein eigenthümliches Verhalten konnte ich an den befussten Becherzellen aus der Oberhaut der Oberlippe von Cobitis fossilis beobachten. Während sich nämlich an mit

---

1) Je nach dem Härtungsmittel ist übrigens das Verhalten sehr verschieden. Figg. 2 u. 3 wurden nach Präparaten aus Müller'scher Flüssigkeit gezeichnet.


Digitized by Google

Hämatoxylin-Glycerin-Eosin (vergl. l. c.) gefärbten Schnitten (Taf. XXX, Fig. 4) Filar- und Interfilarmasse der Theca blau tingirten, färbte sich der Inhalt des Fusses roth bezw. zum Theil auch blau. Im letzteren Falle (Fig. b) tingirte sich stets der der Theca zunächst liegende Theil des Fusses und zwar ebenso intensiv, wie der Thecainhalt. Die Filar- und Interfilarmasse konnte deutlich wahrgenommen werden. Nach unten zu ging aber das Blau allmählich in das Roth über. Dieses eigenthümliche Verhalten zeigt uns wohl einen chemischen Unterschied zwischen Theca- und Fussinhalt; andererseits liegt aber die Wahrscheinlichkeit nahe, dass sich der Fussinhalt allmählich differenzirt und eine dem Thecainhalte analoge Constitution erhält.

Inhalt des Stieles.

Betrachtet man gestielte Becherzellen an Isolationspräparaten aus Müller'scher Flüssigkeit oder Osmiumsäure (Taf. XXX, Fig. 10, b—e), so erscheint der Stiel gewöhnlich als homogener Anhang der Theca, an manchen kann man allerdings eine Granulation bemerken. Der Inhalt verhält sich Tinctionsmitteln gegenüber fast indifferent. An tingirten Schnittpräparaten erscheint derselbe fast ungefärbt oder nur schwach tingirt. Es ist sehr wahrscheinlich, dass der Inhalt des Stieles mit den durch die verschiedenen Druck- und Zugverhältnisse bedingten Formveränderungen einer Metamorphose anheimfällt. Das eigenthümliche Lichtbrechungsverhalten und die nahezu vorhandene Indifferenz gegen Tinctionsmittel weisen wohl darauf hin.

Im Anschlusse an das Besprochene möchte ich noch das Verhalten der Filarmasse gegenüber dem Kerne erörtern. E. Klein (54, 57) behauptete auf Grund seiner Untersuchungen, dass das Netzwerk in der Becherzelle mit dem Netzwerk des Kernes (internuclear network) in Verbindung stünde. Ich habe mich nun sehr bemüht, darüber in's Klare zu kommen und muss bemerken, dass ich mich von einem Zusammenhange der Filarmasse der Theca und des Fusses mit dem Kerne nicht überzeugen konnte. Man kann sehr häufig die einzelnen Stränge bis an den Kern ziehen und daselbst, manchmal sogar mit einer Anschwellung, enden sehen (Taf. XXX, Fig. 3). Allein nirgends ist es mir gelungen, einen directen Zusammenhang nachzuweisen. Auch früher habe

Digitized by Google

ich schon erwähnt (89), dass man Thecainhalt an Schnitten von Membran und Kern getrennt sehen kann. Man müsste nun, glaube ich, doch dann, bei eventuellem Zusammenhange des Kernes mit der Filarmasse, am Kerne hie und da Spuren gerissener Stränge beobachten können. Dies gelang mir aber niemals.

Der Kern.

Was die Form und Lage des Kernes anlangt, so unterscheiden sich die unbefussten wesentlich von den befussten Becherzellen. In den ersteren liegt der Nucleus am Grunde der Theca, in der Regel der Membran dicht an, entweder genau dem Stoma (wenn solches vorhanden) gegenüber, oder etwas zur Seite gelagert. In seinem unteren Theile nimmt er stets die Form der Theca an, ist also gewölbt, während er auf der oberen Seite entweder flach, oder Einbuchtungen zeigt. Sein Umfang erscheint rundlich, ist aber häufig nicht glatt, sondern mit kleinen Kerbungen versehen. In Profilansichten erscheint er als halbmondförmige, abgeplattete, Masse am Grunde der Theca liegend, fest an die Membran gefügt. An frischen Becherzellen (Taf. XXVII, Fig. 18) kann man in demselben stets ein deutliches Netzwerk beobachten. Auch Nucleoli konnte ich hie und da bemerken. Wie fest der Nucleus an der Membran haftet, kann man an Schnitten (man vergl. [89] Taf. II) beobachten, an welchen der Inhalt (Filar- und Interfilarmasse) aus der Theca herausgefallen ist, während der Nucleus fest an dieselbe gefügt erscheint.

In gestielten Becherzellen kann man häufig Kernformen begegnen, die oben verbreitert sind, nach unten zu aber sich allmählich verjüngen und so konische Form zeigen. Der Nucleus liegt dann in einer kleinen über dem Stiele liegenden Ausbauchung der Theca. An Isolationspräparaten aus Müller'scher Flüssigkeit erscheinen die abgeplatteten, halbmondförmigen, Kernformen als glänzende, oft keine Spur einer Granulation zeigende Massen, die wie verdickte Säume der Thecawand erscheinen. Merkwürdig ist das Tinctionsverhalten dieser abgeplatteten Kerne. Während an Chromsäurepräparaten sich viele derselben gar nicht tingirten, färbten sie sich an in Müller'scher Flüssigkeit oder Alkohol gehärteten Objecten wie die Kerne der umliegenden Epithelzellen, obwohl sehr häufig Abweichungen in der Weise zu beobachten

Digitized by Google

waren, dass sie sich wie die Interfilarmasse der Theca verhielten. Manchmal gelingt es aber auch in der Theca, ellipsoidähnliche oder sphärische Kernformen zu beobachten; dieselben lagen häufig der Theca nicht an, sondern waren etwas entfernt vom Grunde derselben zu treffen. An aus Osmiumsäure stammenden Isolationspräparaten zeigten diese Nuclei stets ein deutliches Netzwerk. Diese ellipsoidähnlichen oder mehr sphärischen Kernformen konnte ich gewöhnlich nur in geschlossenen Becherzellen beobachten. Sie stimmten in ihrem Baue mit den Kernen gewöhnlicher Epithelzellen überein.

Die Nuclei der befussten Formen (man vergl. Taf. XXVII, XXVIII, XXX), die wohl stets im Fusse liegen, erscheinen sphärisch oder ellipsoidähnlich. An Osmiumpräparaten (Taf. XXX, Figg. 13, 14) kann man stets ein deutliches Gerüstwerk innerhalb der Kernmembran und auch einen ziemlich grossen, scharf contourirten, Nucleolus bemerken. Was die Lage des Kernes anlangt, so hängt dieselbe wesentlich von der Form des Fusses ab. An lang gestreckten, kolbenartigen, Füssen liegt die Längsaxe des Nucleus in derjenigen des Fusses, während an kurzen verbreiterten Füssen die Längsaxe des Kernes oft quer zu liegen kommt. Schon früher habe ich über die Lage des Kernes im Fusse bemerkt, dass dieselbe nicht constant ist. Der Nucleus kann im oberen, mittleren oder unteren Theile desselben zu liegen kommen. In einer früheren Arbeit (75) habe ich erwähnt, dass man an Isolationspräparaten aus Drittel-Alkohol, die mit salpetersaurem Rosanilin oder mit dem verdünnten Renaut'schen Haematoxylin-Glycerin tingirt worden waren, um den Nucleolus einen Körnchenkreis, der seit Eimer von anderen Objecten her bekannt war, beobachten kann. Dieser Körnchenkreis ist von dem Nucleolus durch einen hellen, kaum tingirten, ringförmig erscheinenden, Hof, dem Eimer'schen Hyaloid (95), dem van Beneden'schen corps medullaire du noyeau (100) getrennt. An frisch beobachteten Becherzellen, ebenso an in Osmiumsäure oder Chromsäure gehärteten Präparaten, konnte ich den Körnchenkreis nicht beobachten. Es ist möglich, dass dies, wie Flemming (67) glaubt, nur durch das Reagens bewirkte Kunstproducte sind.

Dass ich eine Verbindung der Filarmasse der Theca mit dem Gerüstwerke des Kernes nicht nachweisen konnte, habe ich früher bemerkt.

Digitized by Google

Ob die Kerne der Becherzellen fähig sind, Theilungen einzugehen, kann ich nicht entscheiden. In den vielen Isolations- und Schnittpräparaten, die aus Osmiumsäure oder Chromsäure stammten, gelang es mir niemals, karyokinetische Figuren innerhalb derselben wahrzunehmen. Ebenso konnte ich niemals zwei- oder mehrkernige Becherzellen beobachten.

Im Anschlusse an das Erörterte möchte ich noch eines Befundes gedenken, der mir in der Theca nur weniger Becherzellen aufgefallen ist. In manchen derselben konnte ich helle, sphärisch begrenzte, nicht tingirte Räume (Taf. XXVIII, Fig. 4, a, b) beobachten, von denen ich nicht in der Lage bin, anzugeben, womit sie erfüllt sind. Man wird sie einfach als Vacuolen bezeichnen können. Ich fand sie manchmal deutlich von Maschen der Filarmasse umsponnen. Diese Vacuolen konnte ich auch mitunter an gestielten Becherzellen unterhalb des Kernes beobachten. Ich kann nicht entscheiden, ob dies normale oder pathologische Verhältnisse sind.

Die Becherzellen zeigen, was Thecainhalt betrifft, in allen ausgebildeten Formen ziemlich ähnlichen Bau. Auch die durch ihre Grösse sich auszeichnenden einzelligen Drüsen im Fusse von Tethys fimbriata (Taf. XXIX, Fig. 1), die vielleicht nur als vergrösserte und mit ihrem unteren Theile in das Bindegewebe gerückte Becherzellen zu betrachten sind, zeigen, was Anordnung des Inhaltes betrifft, analoge Verhältnisse[1]). Betrachtet man aber die Becherzellen aus der Oberhaut von Forellenembryonen auf Schnitten (Taf. XXX, Fig. 12, d), so kann man wohl nie ein zierliches Maschenwerk innerhalb der Thecae beobachten. Der sich stärker tingirende Inhaltstheil erscheint vielmehr als eine granulirte Masse, die allerdings hie und da in kleinen, aber undeutlichen, Maschen angeordnet ist. Man könnte diese Becherzellen am ehesten mit jenen in den tiefsten Lagen geschichteter Pflasterepithelien vorkommenden Formen vergleichen, in welchem man manchmal ein nur sehr undeutliches Netzwerk der Filarmasse nachweisen kann. Obwohl

1) Durch neuere Untersuchungen, worüber ich an einem andern Orte berichten werde, bin ich zur Ueberzeugung gekommen, dass diese grossen, einzelligen, Drüsen aus Bindegewebszellen hervorgehen, demnach nicht als epitheliale Elemente, als Becherzellen, aufzufassen sind.

Digitized by Google

die Becherzellen in der Oberhaut der Forellenembryonen funktioniren und in ihrer äusseren Form keinen Unterschied zeigen, so wird man sie doch nicht als ausgebildete Becherzellen betrachten können, da ihnen die bereits besprochene charakteristische Anordnung der Filarmasse mangelt.

Dass die chemische Zusammensetzung des Inhaltes der Becherzellen aus den mannigfachsten Objecten eine verschiedene ist, dürfte nicht zweifelhaft sein, obwohl mir darüber eigene Untersuchungen fehlen. Jedenfalls sollte man nicht Alles einfach als „Schleim“ bezeichnen, was die Becherzellen secerniren.

Die Secretion.

Die Secretionsthätigkeit der Becherzelle kann nur beginnen, wenn sie an die Oberfläche gerückt ist und ein Stoma erhalten hat. Sämmtliche in den tieferen Schichten des Epithels vorfindlichen Formen sind geschlossen. Die Wand der Becherzelle erhält an der der Oberfläche zugekehrten Seite ein rundliches, anfangs kaum bemerkbares, Loch (Stoma), welches sich mit der Zeit vergrössert, und aus welchem der Thecainhalt ausgestossen wird. Dass dieser Secretionsprocess auch im Leben vor sich geht, ist zweifellos. Wenn man lebenden Exemplaren von Cobitis fossilis die Barteln abtrennt und letztere schnell unter das Deckglas bringt, so kann man aus den Stomata der im Epithele massenhaft vorkommenden Becherzellen Secretballen ausstossen sehen. Diese Secretballen ragen als kolbenartige, das Licht nur schwach brechende, Pröpfe aus den Stomata sehr häufig hervor; hie und da konnte ich auch bemerken, dass sich ein Theil des vorragenden Propfes ablöste, Kugelform annahm und so in's Freie gelangte. Stets konnte ich in dem Propfe eine bei schwächerer Vergrösserung granulirt erscheinende Substanz (Filarmasse) und eine homogen erscheinende Grundsubstanz (Interfilarmasse) bemerken. Auch im frisch untersuchten Cloakenepithele der verschiedensten Plagiostomen konnte ich aus den Stomata der Becherzellen Secretballen hervorragen und abstossen sehen. Ein sehr günstiges Object zur Beobachtung des Secretionsvorganges ist die Oberhaut von Forellenembryonen, in welcher massenhaft Becherzellen vorkommen [1]).

1) Ich verdanke der Güte Herrn Prof. v. Ebner's den Hinweis auf dies Object. Ich untersuchte stets am lebenden Objecte, und zwar wählte ich


Digitized by Google

Auch hier kann man aus den Stomata, die daselbst nicht immer rundliche, sondern häufig in die Länge gezogene, schlitzartige, Formen (Taf. XXX, Fig. 12) zeigen, schwach lichtbrechende, kolbenartig erscheinende, Pröpfe hervorragen sehen. Nachdem dieselben eine bestimmte, durchaus nicht immer gleiche Grösse erlangt haben, kann man bemerken, dass sich von dem Propfe kleine, körnchenartig, erscheinende Theilchen loslösen und rasch verschwinden. Sobald der Propf auf diese Weise verkleinert wurde, rückte aus dem Stoma wieder Inhalt nach[1]). Aber auch, bevor noch ein Theil des Inhaltes beim Stoma herausragte, konnte ich manchmal schon kleine Partikelchen ausstossen sehen. Diese Art der Ausstossung des Inhaltes, die wohl wesentlich von dem an anderen Becherzellen nachweisbaren Secretionsprocess sich unterscheidet, ist aber auch hier nicht die einzige. Ich konnte nämlich auch bemerken, dass die aus dem Stoma hervorragenden Pröpfe allmählich grösser, annähernd kugelig wurden und dann sich einfach abschnüren. In mehreren Fällen beobachtete ich unmittelbar nach Abschnürung des Propfes, dass sich das bei der Secretion erweiterte Stoma verkleinerte. Dass dies überall der Fall, kann ich nicht behaupten. Diese Art der Secretion scheint mir auf den später ausführlicher darzulegenden Quellungsprocess zurückführbar zu sein. Wenn man nämlich die manchmal sehr rasch vor sich gehende Grössenzunahme des Secretballens beobachtet, andererseits aber auch abgestossene, kugelige, Pröpfe sehen kann, die grösser als die secernirende Becherzelle selbst erscheinen, so wird man, glaube ich, in dem vermuthlichen Quellungsprocesse wohl die Ursache dieser Erscheinungen finden können. In dem abgeschnürten Secretballen kann man im frischen Zustande nur ein höchst undeutliches, häufig nur als Granulation erscheinendes, Gerüstwerk innerhalb einer homogenen Grundsubstanz (Interfilarmasse) nachweisen. Uebrigens kann man an dem in Rede stehenden Objecte auch die verschie-

---

wegen der grossen Durchsichtigkeit das Hinterende (Schwanzflosse) der Embryonen. In einer kleinen, aus Paraffin verfertigten und auf einen Objectträger gegebenen, Kammer, die mit dem Deckglase überdeckt wurde, konnte ich bei stetigem Zusatze von frischem Wasser den Secretionsprocess 4 bis 6 Stunden lang beobachten. Als Controle für das Leben der Embryonen diente mir die lebhafte Blutbewegung in den Gefässen.

1) L. Merk (102) hat unterdessen diesen Secretionsprocess eingehend geschildert.

Digitized by Google

dene Zeitdauer beobachten, die beim Secretionsacte verstreicht. Ich konnte mehrmals neben einander liegende Becherzellen betrachten, die gleichzeitig aus dem Stoma einen kleinen Propf hervorsandten. Während nun der eine sehr rasch an Grösse zunahm und sich dann abschnürte, nahm der andere nur sehr langsam an Volum zu, um sich dann endlich abzulösen.

Die nachfolgende Schilderung des Secretionsprocesses basirt nun zum grössten Theile auf Beobachtungen, die ich an mit den verschiedensten Conservirungsmitteln hergestellten Schnittpräparaten trefflicher Objecte (Barteln und Oberlippe von Cobitis fossilis, Oberhaut von Torpedo, Cloakenepithel der Plagiostomen) gemacht habe. Obwohl ich die Beeinflussung der Härtungsmittel nicht unterschätze, so glaube ich doch, dass die aus den Präparaten gewonnenen Schlüsse der Wirklichkeit ziemlich nahe kommen, und wurde in diesem Urtheile bestärkt, erstens durch die übereinstimmenden Ergebnisse der verschiedensten Conservirungsmittel und zweitens in den Experimenten mit verschiedenen Reagentien, die später erwähnt werden sollen.

Sobald nun die Becherzelle die Oberfläche erreicht hat, bekommt sie gewöhnlich ein Stoma; denn nur verhältnissmässig selten kann man bis an die Oberfläche gerückte und noch nicht geöffnete Formen beobachten.

Soviel man nun aus Präparaten beurtheilen kann, beruht die ganze Secretion auf einer Art Quellungsprocess, der vorwiegend die Interfilarmasse ergreift.

Dieser Quellungsprocess ergreift in der Regel den oberen, dem Stoma zunächst liegenden, Theil. Bevor noch die Stomabildung eintritt, kann man schon innerhalb der Theca Veränderungen eintreten sehen. An mit dem Renaut'schen verdünnten Haematoxylin-Glyceringemisch gefärbten Objecten aus der Oberlippe von Cobitis fossilis (Taf. XXX, Fig. 6, a—g) konnte ich an der bereits an die Oberfläche gerückten Becherzelle (g) ein Hellerwerden der Interfilarmasse des obersten Theiles bemerken, die ganze heller gewordene Partie schien kugelig begrenzt zu sein und hob sich noch scharf von der darunter und daneben befindlichen dunkelblau gefärbten Interfilarmasse ab. Auch die Maschen der Filarmasse erschienen mir weiter als die darunter und daneben befindlichen. Nun tritt Stomabildung ein. Da der Turgor in der Zelle infolge der Zunahme der Interfilarmasse zugenommen

Digitized by Google

hat, wird nun ein Theil des oberen Zellinhaltes (Filar- und Interfilarmasse) beim Stoma ausgestossen und lagert nun als propfartige Masse über demselben, zum Theil auch die benachbarten Epithelzellen überdeckend. Stets kann man sich überzeugen, dass die Interfilarmasse bedeutend überwiegt. Schon nach kurzer Secretionsdauer kann man innerhalb der Theca im obersten Theile derselben die Veränderungen bemerken, die infolge des Quellungsprocesses aufgetreten sind (Fig. 6, e, f). Die Maschen, die in der geschlossenen Becherzelle noch unverletzt waren, sind zum grössten Theile verzerrt, in die Länge bez. Quere gezogen, und sind zum grossen Theile auch gerissen; die einzelnen Stränge kann man beim Stoma herausragen, oder im Propfe liegen sehen; hie und da gelingt es aber auch einzelne Maschen, wenngleich in verzerrter Form, in demselben nachzuweisen (e).

Der Quellungsprocess, der den obersten Theil des Zellinhaltes ergriffen hat, schreitet nun allmählich nach unten zu fort und bringt immer grössere Massen zur Ausstossung. Mir schien es an manchen Präparaten, als ob die Quellung ringsum an der inneren Thecawand rascher fortschreiten würde als im Centrum der Theca. Ob dies allgemeine Regel ist, oder nur ein Ausnahmsfall, kann ich nicht entscheiden.

Mitunter kann man aber auch auf Becherzellen stossen, bei welchen der eingetretene Quellungsprocess die in Maschen angeordnete Filarmasse nur in geringerem Grade alterirt (Fig. 6, d).

Es kann nämlich eine leichte Quellung entweder gleichzeitig oder allmählich die ganze Interfilarmasse ergreifen und anfangs nur einen ganz geringen Theil der Filarmasse mit zur Ausstossung bringen. Denn nur auf diese Weise kann ich mir Bilder erklären, die ich allerdings selten beobachtete, welche aber zeigten, dass die Quellung bis zum Grunde der Theca vorgeschritten war. Es ist mir wahrscheinlich, dass dann bei zunehmender Quellung der grösste Theil der Filarmasse nach und nach ausgestossen wird. Dass sich schon vor Auftritt eines Stomas, also in der geschlossenen Becherzelle, innerhalb der Theca eigenthümliche Veränderungen mit der Interfilarmasse vollziehen, lehrt gelungene Tinction (man betrachte besonders Taf. XXV).

An Schnitten fand ich sehr häufig Becherzellen, die noch nicht die Oberfläche erreicht hatten, und deren Interfilarmasse in einzelnen Maschen den Farbstoff viel begieriger aufgenommen

Digitized by Google

hatte. Besonders bemerkte ich dies eigenthümliche Verhalten in den am Grunde der Theca, also in der Nähe des Nucleus, vorfindlichen Maschen. Aber auch in geöffneten und in vollster Secretionsthätigkeit befindlichen Becherzellen konnte ich in den verschiedensten Maschen dieses eigenthümliche Verhalten bei der Tinction beobachten. Ich habe früher erwähnt, dass die Secretion der Becherzelle gewöhnlich beginnt, wenn sie die Oberfläche erreicht hat. Dass aber der Quellungsprocess eintreten kann, bevor die Zelle noch die Oberfläche erreicht hat, beweisen mir Bilder, die ich auf Taf. XXV, Fig. 13, 14, 16, 17, 20 wiedergegeben habe. Denn nur dadurch kann man sich den oft sehr langen Hals, welcher der Becherzelle ein flaschenähnliches Aussehen verleiht, entstanden denken, wodurch dann ein Leitungsweg für den auf die Oberfläche zu secernirenden Thecainhalt hergestellt ist.

Schon früher habe ich berichtet, dass beim Secretionsprocesse auch die Interfilarmasse in Mitleidenschaft gezogen wird.

Die Schwierigkeit der Beschreibung des ganzen Vorganges wird dadurch wesentlich erhöht, dass man denselben nur an Schnittpräparaten fixirt beobachten kann. Da mir aber die verschiedensten Härtungsmittel ziemlich übereinstimmende Bilder lieferten, so hoffe ich, nachfolgende Erörterung dürfte der Wirklichkeit ziemlich nahe kommen.

Das erste, was man nach Eintritt des Quellungsprocesses beobachten kann, ist die Dehnung der im Bereich der quellenden Interfilarmasse liegenden Maschen der Filarmasse. Ist die Quellung ziemlich rapid eingetreten, so reissen die einzelnen Stränge (in den Knotenpunkten gewöhnlich) und werden zum Theil durch das Stoma mit der hinaustretenden Interfilarmasse mitgerissen. In der Regel kann man nun bemerken, dass schon beim Beginn der Secretion eine bestimmte Orientirung der in die Länge gezogenen Maschen stattfindet (Taf. XXV, Fig. 16, 17, 23, 24, 27). Man sieht nämlich, dass die gedehnten Maschen mit ihrem Längsdurchmesser gegen das Stoma convergiren. Da nun der Druck beim Ausstossen von unten nach oben (Längsaxe der Zelle) gerichtet ist, so reissen auch in erster Linie die queren Verbindungen der in der Längsaxe liegenden Stränge, während letztere, selbst bei länger dauernder Secretion, dem Drucke widerstehen, sehr häufig aber als gedehnte, oft annähernd gleich gerichtete, Stränge beim Stoma herausragen, um schliesslich doch, wenn auch nur zum Theile, ausgestossen zu werden (Fig. 27).

Digitized by Google

Ich habe oben bemerkt, dass der Quellungsprocess in der Regel am obersten Theile der Theca zuerst eintritt. Soviel ich aber an den vielen durchmusterten Präparaten gesehen habe, kann derselbe aber auch (allerdings seltener) in dem unteren oder gleichzeitig im oberen und unteren Theile der Theca eintreten (Fig. 21, 22).

Tritt die Quellung in dem unteren Theile zuerst ein, so kann man bemerken, dass ein grosser Theil der Maschen der Filarmasse in Folge des von unten nach oben einwirkenden Druckes an den oberen Theil der inneren Thecawand gepresst erscheint und dort eine scheinbar dichte und compacte Masse bildet, indem sich auch noch gewöhnlich die Interfilarmasse daselbst stärker tingirt (Fig. 21). Tritt aber im oberen und unteren Theile der Becherzelle, vielleicht gleichzeitig, die Quellungserscheinung ein, so kann man bemerken, dass im oberen Theile der Theca der eben geschilderte Vorgang statthat, während man auch im mittleren Theile der Becherzelle eine dichte Anordnung der gezerrten oder schon gerissenen Maschen der Filarmasse bemerken kann, die sich nach oben mit einer convexen Oberfläche abgrenzt (Fig. 22).

Eine eigenthümliche Anordnung der Filarmasse, sowohl in geschlossenen als auch geöffneten Becherzellen, bemerkte ich an Chromsäurepräparaten aus den Barteln und der Oberlippe von Cobitis fossilis (Taf. XXVII, Fig. 14, c; Taf. XXVIII, Fig. 1, k, l, m). Der grösste Theil der Filarmasse lag als länglich cylindrischer oder ellipsoidähnlicher Klumpen, der aus kleinen Maschen sich zusammensetzte, im mittleren Theile der Theca und stand mit der die innere Oberfläche der Thecawand auskleidenden Filarmasse durch grössere Stränge und Maschen im Zusammenhange. Stets fand ich in dieser so zusammengeballten Filarmasse die Interfilarmasse dunkler gefärbt. Ich bin nicht im Stande anzugeben, ob das geschilderte Verhalten ein normales ist oder nicht. Ich fand solche Bilder an den zahlreichen Präparaten gerade nicht sehr selten. Es ist ja möglich, dass unter Umständen die Quellung an der ganzen inneren Oberfläche der Thecawand eintritt, und infolge dessen der grösste Theil der Filarmasse von allen Seiten gedrückt in das Centrum der Theca verschoben und dann allmählich ausgestossen wird.

Ich bemerke übrigens, dass ich das eben geschilderte Verhalten nur aus den Becherzellen der Barteln und der Oberlippe von Cobitis kenne.

Digitized by Google

Nach Besprechung des wahrscheinlichen Vorganges, der sich bei der Secretion innerhalb der Theca abspielt, möchte ich noch andere Momente anführen, welche vielleicht zu Gunsten dieser Auffassung sprechen.

Wenn man auf frische Becherzellen (Cloakenepithel der Plagiostomen) concentrirte Essigsäure einwirken lässt, so kann man ein Anschwellen der Theca, fast unmittelbar darauf Stomabildung und aus demselben eine das Licht schwach brechende Substanz hervorquellen sehen, die zum grössten Theile homogen, aber etwas getrübt, erscheint, und in welcher man nur geringe Reste der Filarmasse nachzuweisen im Stande ist. Selbst aus geöffneten Becherzellen, welche während der Beobachtung aus dem Stoma kein Secret treten liessen, konnte ich nach Zusatz von Essigsäure eine zum grössten Theile aus Interfilarmasse bestehende Substanz hervorquellen sehen. Jedem, der mit salpetersaurem Silberoxyd zarte Epithelien behandelt hat, werden mitunter Quellungserscheinungen an denselben aufgefallen sein. An Blasen von Bombinator igneus, in deren Epithel massenhaft Becherzellen vorkommen, konnte ich nun nach Behandlung mit salpetersaurem Silberoxyd (1 : 300) und nachfolgendem Auswaschen über den Stomata kugelige, etwas gebräunte, Secretballen beobachten, die oft um das Doppelte das Volum der Theca übertrafen, die zum grössten Theile aus Interfilarmasse bestanden, und in welchen ich deutlich noch einzelne Stränge und gerissene Maschen einer stärker lichtbrechenden Substanz (Filarmasse) nachzuweisen im Stande war.

Betrachten wir nun das ausgestossene Secret, den „Propf", welcher über dem Stoma liegt (Taf. XXV u. XXVI).

An Becherzellen, welche eine Oeffnung besitzen, kann man über derselben sehr häufig eine rundliche oder auch ganz unregelmässig gestaltete Anhäufung des ausgestossenen Inhaltes beobachten. Während derselbe an mit engem Stoma versehenen Thecis als kleine, mannigfache Form darbietende, Masse propfartig über dem Halse der Becherzelle liegt, kann man an mit weiter Oeffnung versehenen Formen Secretmassen beobachten, welche selbst einen Theil der umliegenden Epithelzellen bedecken (Taf. XXVI, Fig. 3). Stets kann man sich überzeugen, dass das ausgestossene Secret aus den zwei auch im Innern der Theca vorfindlichen Substanzen, Filar- und Interfilarmasse, besteht. Allerdings überwiegt letztere Substanz bedeutend, was ja mit der vermuthlichen

Digitized by Google

Volumszunahme der Interfilarmasse bei der Secretion stimmen würde. Dass sich in derselben auch chemische Processe abwiegeln, scheint mir um so wahrscheinlicher, da ich an tingirten Schnittpräparaten in dem Secrete die Interfilarmasse sehr häufig intensiver tingirt fand, als innerhalb der Theca. Sie erscheint ebenso homogen im Propfe wie innerhalb der Becherzellen. Die Filarmasse, die in der Theca in zierlichen Maschen sich ausbreitet, ist nun auch im Secrete, wie erwähnt, nachzuweisen. Nur gelingt es seltener unverletzte Maschen zu beobachten. Gewöhnlich sind dieselben gezerrt, die Stränge häufig zerknittert oder, was das häufigste ist, die Maschen sind gerissen, und die einzelnen Stränge liegen wirr durcheinander. Soviel ich beobachten konnte, reissen die Stränge in den Knotenpunkten, was aber nicht ausschliesst, dass sie selbst entzwei gerissen werden; an manchen Präparaten bekam ich oft Becherzellen zur Beobachtung (Taf. XXVI, Fig. 1), in welchen die Stränge des oberen Thecatheiles fast sämmtlich gleichgerichtet beim weiten Stoma herausragten, welches Bild ich mir nicht anders deuten kann, als dass mit einer gewissen Wucht die Interfilarmasse herausbefördert wurde. Man kann dann im Secrete neben einzelnen Maschen oft Stücke der Stränge der Interfilarmasse bemerken.

Sieht man sich nun die Form des ausgestossenen Secretes näher an, so kann man an grösseren Pröpfen (Taf. XXVI, Fig. 2) die Beobachtung machen, dass dieselben durchaus nicht das Product eines *einmaligen* Secretionsactes seitens der Becherzellen sind, sondern dass sie im Verlaufe wiederholter Secretionsacte über dem sich allmählich erweiterten Stoma aufgestapelt wurden. Mit dieser Ansicht, dass die Becherzelle nicht auf einmal ihren Inhalt ausstösst, sondern öfter im Stande sein wird, Inhaltsmassen zur Ausstossung zu bringen, stimmt nicht nur die früher mitgetheilte Beobachtung, dass der Quellungsprocess *allmählich* eintritt, sondern auch die Thatsache, dass die Grösse des ausgestossenen Secretes sehr häufig im Verhältniss zur Grösse des Stomas steht. An gelungenen Schnittpräparaten kann man denn auch manchmal die verschiedensten Grössen der Pröpfe nebeneinander beobachten. Uebrigens konnte ich auch am frischen Objecte (Barteln von Cobitis) aus dem Stoma öfter Secretballen heraustreten sehen.

Das Secret, das nun auf die erörterte Weise aus den Becherzellen ausgestossen wird, lagert sich nun auf den umliegenden

Digitized by Google

Epithelzellen ab. Da sämmtliche von mir untersuchten Epithelzellen der obersten Lagen sich gegen die Oberfläche vorwölben, und die Stomata zwischen den Zellen zu liegen kommen, so bedeckt das Secret zuerst die rinnenartigen Vertiefungen, die die einzelnen Epithelzellen von einander trennen. Bei fortschreitender Secretion werden dann auch die Epithelzellen vom Secrete bedeckt. Wenn man nun frische Epithelien, in denen Becherzellen vorkommen, untersucht, so kann man stets finden, dass die Oberfläche von einer schleimartigen Masse überzogen ist. Ob beide in der Becherzelle vorfindlichen Substanzen, Filar- und Interfilarmasse, zusammen, oder ob nur eine von beiden als Mucin bezeichnet werden kann, darüber müssen künftige Untersuchungen Aufschluss geben.

Ich habe mich nun sehr bemüht, zu erfahren, ob nicht eine Veränderung des Kernes in der Becherzelle während der Secretion zu beobachten wäre. Zudem sind geschichtete Pflasterepithelien, in denen massenhaft Becherzellen vorkommen, zu einer derartigen Beobachtung ausserordentlich geeignet, da man an Schnitten die verschiedensten Funktionsstadien der Becherzellen selbst nebeneinander sehen kann. Seit den Arbeiten R. Heidenhain's und seiner Schule sind so viele Beobachtungen über Formveränderungen des Kernes in der secernirenden Drüsenzelle gemacht worden, dass ich an meinen Beobachtungen geradezu zweifelte. Zudem hat P. Schiefferdecker (74) an den Becherzellen aus der Krötenblase Formveränderungen des Kernes beschrieben.

Obwohl ich nun auch an demselben Objecte wie Schiefferdecker Beobachtungen machte, so konnte ich doch nicht, weder an den zur Beobachtung sehr ungünstigen Objecten genannten Forschers, noch an durch ihre Grösse zum Studium besonders geeigneten Becherzellen aus den verschiedensten Epithelien eine Formveränderung des Kernes constatiren. Wenn man tingirte Schnitte von der Oberhaut von Torpedo oder aus dem Cloakenepithele verschiedener Plagiostomen durchmustert, so kann man beobachten, dass an den in den tiefsten Schichten vorfindlichen, geschlossenen, also noch gar nicht in Function stehenden, Becherzellen der Nucleus ebenso als abgeplattete, am Grunde der Theca dicht anliegende, Masse liegt, wie an den an der Oberfläche befindlichen und Secret ausstossenden Formen. Auch im Tinctionsverhalten konnte ich keinen Unterschied erkennen. Ich bemerkte

Digitized by Google

allerdings manchmal, dass in verschiedenen Becherzellen, sowohl geschlossenen als auch geöffneten, der Kern sich intensiver tingirte, war aber nicht im Stande, an demselben selbst Formveränderungen wahrzunehmen. Ebenso gelang es mir nicht, irgend einen Formunterschied an mit einem kleinen Stoma versehenen, also erst kurze Zeit in Function stehenden, oder an solchen Formen, welche ihrem Aussehen nach schon längere Zeit functionirt haben, zu bemerken. Nur an solchen Formen, welche ich, wie ich später besprechen werde, als Ausstossungsstadien betrachte, konnte ich an dem abgeplatteten, der Membran dicht anliegenden, Nucleus häufig beobachten, dass er sich intensiver tingirte.

Nun soll nach Schiefferdecker die Umwandlung innerhalb der Theca sich in der Weise vollziehen, dass im Anfange der Kern gross und deutlich zu beobachten sei, während der Inhalt der Theca protoplasmatisch, körnig, sei. Bei weiterer Ausbildung des Reticulums (Filarmasse) in der Theca wird der Kern immer platter, so dass er zuletzt, wenn die Maschen am dichtesten sind, als abgeplattete Masse an der Membran liegt. Mit der Formveränderung geht nach Schiefferdecker auch das Verhalten gegen Tinctionsmittel (Anilingrün) Hand in Hand. Während im Anfangsstadium sich der Kern rosaroth (Doppeltinction mit Eosin-Anilingrün) färbt, nimmt er später, wenn er sich abplattet, eine dunkelgrüne Färbung an.

Nach Schiefferdecker würde also die abgeplattete, am Grunde der Theca liegende, Kernform für die im Zustande der Secretion befindliche Becherzelle charakteristisch sein. Wenn man nun die oben angeführten Befunde, die nicht nur an demselben Objecte (Amphibienblase), sondern an durch ihre Grösse sich auszeichnenden Becherzellen gewonnen wurden, berücksichtigt und bedenkt, dass Schiefferdecker von geschlossenen Becherzellen gar nichts erwähnt, sie wahrscheinlich gar nicht gesehen hat, so werden einem die Deutungen, zu denen genannter Forscher durch seine Färbemethoden gekommen, als in hohem Grade zweifelhaft erscheinen.

Auch in einem anderen Punkte muss ich mich nach meinen Erfahrungen gegen Schiefferdecker wenden. Nach demselben sollen sich die Becherzellen (von ihm Schleimzellen genannt) bald in einem protoplasmatischen, bald in einem schleimgefüllten Zustande befinden; der erstere würde auch einem secret-

Digitized by Google

leeren (Ruhezustande), der letztere einem secretgefüllten Stadium (Thätigkeitszustande) entsprechen. Wenn man nun an Schnitten Becherzellen beobachtet, so kann man bereits an in den tieferen Schichten vorfindlichen geschlossenen Becherzellen ein wohl ausgebildetes Maschenwerk, welches allerdings an auf die Oberfläche gekommenen am entwickeltsten erscheint, nachweisen.

Ich habe schon früher (76) bemerkt, dass Schiefferdecker wahrscheinlich verschiedene Entwicklungsstadien für verschiedene Functionszustände gedeutet hat, und ich halte auch jetzt noch diesen Einwand aufrecht nach den Erfahrungen, die ich mit den verschiedenen Doppelfärbungen gemacht habe. Nichts scheint mir verfehlter, als auf Grund von Bildern, die man durch verschiedene Färbemethoden an einem noch dazu ungünstigen Objecte erhalten, Generalisirungen aufzustellen, denen man höchstens einen heuristischen Werth zuerkennen kann.

Da Schiefferdecker die Becherzellen in der Amphibienblase und die Zellen der echten Schleimdrüsen geradezu für identisch erklärt, so gilt offenbar auch für erstere der Satz, „dass mit der Dicke und Ausbildung des Netzwerks (der Filarmasse) der Mucingehalt des Drüsensecrets steigt, dass also die das Netzwerk bildende Substanz als mucigene Substanz, κατ' ἐξοχήν, bezeichnet werden muss“. Ich kann hierüber nichts urtheilen, nur scheint mir die Interfilarmasse entschieden mucinhaltig zu sein, was auch Schiefferdecker bereits behauptet, da ich nach Essigsäurezusatz gelinde Trübung derselben beobachten konnte. Inwieweit nun die intrareticuläre Substanz die weiter vorgeschrittene ist, während die festere, reticuläre, mucigene, Substanz erst nach Zutritt verdünnter Salzlösungen zu Mucin wird, kann ich nicht entscheiden. Wenn aber im vitalen Zustande ein solcher Auflösungsprocess der Interfilarmasse stattfindet, so müsste man doch, glaube ich, gerade an solchen Becherzellen, die die Oberfläche erreicht und ein kaum wahrnehmbares Stoma erhalten haben, eine Veränderung der Filarmasse beobachten können. Keine Spur von alledem! Wohl findet man, wenn der Quellungsprocess eintritt, Zerrungen der Filarmasse, aber von einer Auflösung verschiedener Stränge konnte ich, so viel ich gesehen, nichts bemerken.

Vorstehend habe ich den Secretionsprocess geschildert, wie er

Digitized by Google

mir als der wahrscheinlichste erscheint auf Grund des Befundes an zahlreichen Präparaten von unbefussten Becherzellen. Dasselbe konnte ich auch an befussten Formen finden. Auch hier spielt sich derselbe Process innerhalb der Theca ab, und ist nur mehr die Frage zu erledigen, ob sich auch der Inhalt des Fusses an der Secretion betheiligt. An den zahlreichen Präparaten, die ich diesbezüglich durchmusterte, konnte ich nicht zur Klarheit über diese Frage kommen, obzwar mir manche Befunde dafür sprechen, dass unter Umständen auch der Inhalt des Fusses, nachdem in demselben eine Veränderung des Inhaltes eingetreten, ausgestossen werden könnte.

Schon früher habe ich bemerkt, dass sich manche befusste Becherzellen aus der Oberlippe von Cobitis fossilis nach Doppeltinction mit Haematoxylin-Glycerin-Eosin in der Weise verhalten, dass sich der der Theca zunächst liegende Theil ebenso tingirt, wie der Thecainhalt selbst (Taf. XXX, Fig. 4, b), während sich gewöhnlich der ganze Fussinhalt ebenso verhält, wie die umliegenden Epithelzellen. Es scheint also unter Umständen auch in dem oberen Theile des Fusses eine Veränderung des Inhaltes Platz zu greifen, um eventuellen Falles, wenn der ganze Thecainhalt bereits ausgestossen worden, als Secret fungiren zu können. Es gelang mir zwar trotz sorgfältigen Suchens nicht, auf Schnitten einer solchen befussten Becherzelle ansichtig zu werden, deren ganzer Thecainhalt bereits entleert worden war, aber immerhin ist die Möglichkeit vorhanden, dass, wenn auch selten, der Fussinhalt, nachdem er eine Veränderung erlitten, die ihn zu einer dem Thecainhalte gleichen oder ähnlichen Masse umgewandelt, theilweise oder auch ganz als Secret durch das Stoma auf die Oberfläche befördert wird.

An gestielten Becherzellen konnte ich wohl niemals eine Veränderung in dem Inhalte des Stieles, bez. Betheiligung desselben an der Secretion, beobachten.

Stomabildung.

Im engen Anschlusse an die Secretion steht die Bildung des Stomas. Schon F. E. Schulze (28) bemerkte, dass ein einfaches Reissen der Membran nicht wohl denkbar sei, da man nie Risse oder dergleichen beobachten kann, und nahm eine von einem

Digitized by Google

Punkte aus concentrisch fortschreitende Dehiscenz der Membran an. Ich habe mich dieser Ansicht angeschlossen (74, 75), glaube aber, dass es sich neben der, infolge des Quellungsprocesses eintretenden, Druckerscheinung um eine Art Resorptionsprocess handelt, da sich das Stoma bei fortschreitender Secretion vergrössert. Schon an Becherzellen, an denen man das Stoma wegen seiner Kleinheit kaum beobachten kann, erscheint dasselbe gewöhnlich scharf begrenzt, rundlich oder oval; und an den grössten von mir beobachteten Stomata konnte ich häufig jene scharfe, wie mit einem Locheisen hergestellte, Oeffnung beobachten. Dass die im oberen Theile der Theca eintretende Zunahme der Interfilarmasse zur Stomabildung beiträgt, konnte ich an manchen Becherzellen bemerken. Ich sah nämlich manchmal an einer noch geschlossenen Theca, dass sich der obere, von Epithelzellen umgrenzte, Theil der Becherzellenmembran, der an die Oberfläche zu liegen kam, zwischen den Epithelzellen etwas vorwölbte. Es ist wahrscheinlich, ja mechanisch gar nicht anders erklärlich, als dass die Thecawand, die von allen Seiten von den sie einkeilenden Epithelzellen umgeben ist, dem im Innern statthabenden Drucke nur an der die freie Oberfläche erreichenden Stelle nachgibt. Dass übrigens auch Becherzellen, welche noch nicht die Oberfläche erreicht haben, dennoch in Secretion treten können, dadurch, dass sie einen rüsselartigen Fortsatz zwischen die Epithelzellen hindurchsenden, welcher Fortsatz dann der Becherzelle ein flaschenähnliches Aussehen verleiht, habe ich auch bereits erwähnt. Uebrigens kann man auch durch Zusatz von Reagentien Stomabildung an den Becherzellen bewirken. Wenn man conc. Essigsäure auf geschlossene, frische Formen einwirken lässt (ich beobachtete dies am Cloakenepithel verschiedener Plagiostomen), so kann man sehr häufig an dem oberen, dem Kerne gegenüberliegenden Theile ein kleines, scharf begrenztes, rundliches Stoma auftreten sehen, aus welchem eine eigenthümliche, zähe erscheinende, etwas getrübte Masse herausfliesst. Ueber das Detail des Vorganges selbst konnte ich nicht in's Klare kommen.

Untergang (Ausstossung) der Becherzellen.

Durch R. Heidenhain (91) wurde eine Lehre begründet, der zufolge die Schleimdrüsenzellen, welche mit den Becherzellen mancherlei Analogie besitzen, bei der Secretion zu Grunde gehen sollen

Digitized by Google

(ausgestossen werden). Diese Lehre wurde allerdings durch die Bemühungen einer Reihe von Forschern [1]) gar mächtig erschüttert, und meine Befunde an Becherzellen sprechen ebenfalls gegen Heidenhain's Deutung. Ich habe schon bei Besprechung des Secretionsprocesses darauf hingewiesen, dass die Becherzelle wohl nicht ein einziges Mal nur secernirt, sondern im Stande sein wird, den Secretionsact öfter zu wiederholen. Schliesslich wird aber dennoch die Becherzelle ausgestossen, ein Vorgang, welcher, wie später gezeigt werden soll, im Zusammenhange mit der Regeneration des Epitheles steht.

Als ich die Becherzellen aus dem Blasenepithele des Frosches untersuchte (75), gelang es mir nicht, Untergangsstadien aufzufinden, was wohl an dem ungünstigen Objecte lag. Ebenso konnte Schiefferdecker (74) keine Bilder auffinden, die etwa auf den Untergang der Becherzellen hätten bezogen werden können. Erst beim Studium des Cloakenepitheles verschiedener Plagiostomen (86, 89) und des Blasenepitheles verschiedener Amphibien (85) gelang es mir, unzweifelhafte Untergangsstadien aufzufinden. Diese Befunde wurden dann bestätigt an einem herrlichen Objecte, nämlich der Oberhaut vom Rücken der Torpedo marmorata (Taf. XXVI; Taf. XXVIII, Fig. 4, c).

Die Beschreibung, welche ich nachfolgend gebe, basirt zum grössten Theile auf Präparate genannten Rochens, die sämmtlich aus $1/4$ perc. Chromsäure stammten.

Ich habe bereits erwähnt, dass bei fortschreitender Secretion das Stoma an Grösse zunimmt. Die Becherzelle haftet fest zwischen den sie umgebenden Epithelzellen. Erweitert sich nun der obere Theil der Becherzelle, so müssen nothwendig die Epithelzellen der obersten Lage auseinander rücken, um der sich erweiternden Becherzelle Raum zu schaffen. Dieser Vorgang steht aber im Zusammenhange mit der Regeneration des Epitheles selbst und mit dem dadurch hervorgerufenen Druck- bez. Zugverhältnisse. Denn wenn man solche Becherzellen mit erweitertem Stoma beobachtet (Taf. XXVI, Fig. 4—7, 8—9, 11—18), so kann man fast stets bemerken, dass die Maschen der Filarmasse in dem oberen Theile der Becherzelle in die Quere gezogen sind. Wenn man dann noch die Theca selbst betrachtet, so erscheint sie an dem

1) Ueber die Literatur vergl. man Stöhr (78).

das Stoma begrenzenden Theile nach aussen umgeschlagen, fest an die Epithelzellen der obersten Lage sich anschmiegend, so dass die Becherzelle dann sehr häufig einer Flasche mit weitem, aber sehr kurzem, trichterartigen Halse ähnlich sieht. Das früher rundliche Stoma wird unregelmässig und verzerrt, während die Theca selbst mannigfache Einbuchtungen erhält und ihre früher so pralle Form verliert (man vergl. Taf. XXVI, Fig. 14).

Die Maschen der Filarmasse sind, wie erwähnt, im oberen Theile der Theca meistens gezerrt, und häufig hat es den Anschein, als ob eine Masse gleichgerichteter Stränge derselben, nur hie und da einzelne quere Verbindungsstränge zeigend, den oberen Theil der Theca erfüllte (Fig. 13, 15—18). Im unteren Theile der Becherzelle kann man sehr häufig noch ganz unverletzte Maschen beobachten, während die übrigen mehr weniger gezerrt erscheinen.

Die Interfilarmasse erscheint in dem oberen Theile stets dunkler gefärbt, ein Zeichen, dass sich hier eigenthümliche chemische Veränderungen derselben abspielen. Dieselbe nimmt gewisse Farbstoffe, wie Bismarckbraun, salpetersaures Rosanilin etc., so begierig auf, dass man oft grosse Mühe hat, in der so intensiv tingirten Masse die Maschen oder Stränge der Filarmasse zu beobachten. Formveränderungen des Kernes konnte ich nicht bemerken. Er lag in der Regel als abgeplattete Masse am Grunde der Theca, dieser dicht an. Nur fiel mir öfter auf, dass sich derselbe in solchen, im Ausstossungsstadium befindlichen, Becherzellen stärker tingirte. Die Theca selbst gibt dem Drucke der unter und neben ihr befindlichen Epithelzellen nach, erhält infolge dessen mannigfache Einbuchtungen (Fig. 14) und, indem auf den unteren und die seitlichen Theile der Becherzelle der Druck wirkt, während der obere Theil fest an den Epithelzellen haftet, rücken diese auseinander, wobei vielleicht ein Theil derselben ausgestossen wird, um der Raum benöthigenden Becherzelle Platz zu schaffen. Auf diese Weise wird die Becherzelle in die Höhe geschoben und, indem sie durch den fortwährend von unten wirkenden Druck allmählich flacher wird, erreicht sie die Oberfläche und gelangt so in's Freie (man vergl. Taf. XXVIII, Fig. 4, c). In solchen, in's Freie gelangten, Becherzellen kann man dann noch stets die allerdings oft sehr stark verzerrten Maschen der Filarmasse beobachten.

Dieser soeben geschilderte Ausstossungsprocess, den ich am lebenden Objecte allerdings nicht zu beobachten im Stande war,

Digitized by Google

der aber an zahlreichen Präparaten in den verschiedensten Phasen zu sehen war, lehrt, dass der Untergang der Becherzellen abhängig ist von der Regeneration des Epithels. Ist dieselbe sehr lebhaft, so werden auch Becherzellen mit zur Ausstossung kommen, die noch secretionsfähig sind; darauf deuten Bilder, welche man oft zu sehen Gelegenheit hat, dass im unteren Theile der zum Ausstossen kommenden Theca Filar- und Interfilarmasse noch völlig intact angetroffen werden. Andererseits kann man aber in den verschiedensten Epithelien oft Becherzellen antreffen, in welchen nur noch geringe Reste von Filar- und Interfilarmasse nachzuweisen sind (Taf. XXVIII, Fig. 1, p, Fig. 5, d; Taf. XXVII, Fig. 4). Solche Zellen, die gewissermassen erschöpft sind, haben nur mehr den Druck der nachrückenden Epithelzellen abzuwarten, um ihrem Tode entgegen zu gehen.

Im Anschlusse an den geschilderten Ausstossungsprocess möchte ich hier den von Schiefferdecker (74) für die Becherzellen aus der Amphibienblase wahrscheinlich gemachten Umbildungsprocess zur Sprache bringen. Nach Schiefferdecker soll, wenn das Reticulum innerhalb der Becherzelle am dichtesten geworden, der Höhepunkt der Functionsthätigkeit der Becherzelle eingetreten sein. Das Gerüstwerk wird nun allmählich wieder undeutlicher, und die Zelle kehrt wieder in das Anfangsstadium zurück, in jenes Stadium, in welchem sich das Reticulum mit Anilingrün nicht färbt. Die Becherzelle würde also nach Schiefferdecker's Beobachtungen einen Cyclus in der Function zurücklegen; man würde ein Anfangsstadium, einen Höhepunkt, und dann wieder ein Anfangsstadium u. s. f. der Secretion in der Becherzelle unterscheiden können. Schiefferdecker bezeichnet demgemäss auch das Anfangsstadium als den protoplasmatischen bez. unthätigen oder „secretleeren", den Höhepunkt in der Ausbildung des Reticulums als den schleimgefüllten bez. thätigen oder „secretgefüllten" Zustand. Dass dieser von Schiefferdecker aufgestellte Umwandlungs- bez. Rückbildungsprocess, der sich innerhalb der Becherzelle abspielen soll, absolut unhaltbar ist, geht aus dem oben besprochenen Secretionsprocesse hervor.

Ich kann nicht recht begreifen, wie Schiefferdecker sich durch Beobachtungen an einem gerade für die in Rede stehenden Verhältnisse höchst ungünstigen Objecte in zu grossem Ver-

Digitized by Google

trauen auf Tinctionsbilder hat verleiten lassen können, Processe zu beschreiben, die sich in den erwähnten Gebilden abspielen sollen, während er sich doch an jedem anderen günstigeren Objecte von der Nichthaltbarkeit seiner Ansicht hätte überzeugen können. Nur der einzigen Deutung Schiefferdecker's, dass das höchst ausgebildete Reticulum als der Höhepunkt in der Ausbildung der Drüsenzelle betrachtet werden muss, schliesse auch ich mich an.

Man wird aber ebensowenig von einem protoplasmatischen, noch von einem schleimgefüllten Zustande bei den Becherzellen während ihrer Thätigkeit, die doch erst nach Auftritt eines Stomas eintreten kann, sprechen können, wollte man nicht verschiedene Entwicklungsstadien für Functionsbilder halten.

Auch die Kernformen und ihr Verhalten gegen Tinctionsmittel habe ich schon früher besprochen. Ich bemerke hier nochmals, dass man manchmal an in den tiefsten Schichten des Epitheles vorfindlichen Becherzellen allerdings nicht so abgeplattete Formen finden kann, wie bei den in den höheren Lagen vorfindlichen Formen. Aber ein so merkwürdiges Verhalten gegen Tinctionsmittel, wie es Schiefferdecker beschreibt, ist mir wohl nicht aufgefallen.

Zur Entwicklung der Becherzellen.

Dass sich die Becherzellen im geschichteten Pflasterepithele in den tieferen Schichten aus Epithelzellen hervorbilden, scheint mir nach zahlreichen Befunden an verschiedenen Epithelien sehr wahrscheinlich zu sein. Ich habe zwar keine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen angestellt, aber gelegentlich des Studiums des Blasenepithels von Froschlarven konnte ich in der mittleren Lage Becherzellen finden, die auffallend an gewisse Epithelzellen erinnerten. Ebenso habe ich erwähnt (89), dass man in den tieferen Schichten des Cloakenepithels mancher Haie (Squatina) Zellen finden kann, die man gewissermassen als ein Zwischenstadium zwischen Epithel- und Becherzellen betrachten kann. Auch Paulicki (79) glaubt, dass sich die Becherzellen in der Oberhaut des Axolotls aus gewöhnlichen Epithelzellen an jungen Thieren entwickeln. Allerdings beobachtete F. E. Schulze (28) in der Oberhaut des Flussneunauges Becherzellen in der obersten

Digitized by Google

Epithellage, welche noch keine ausgebildete Theca und auch keine Oeffnung besassen, und die eine Uebergangsphase von gewöhnlichen Epithelzellen der äusseren Zellenschicht zu den eigentlichen Becherzellen darstellten. Auch ich habe in einer früheren Arbeit (75) becherähnliche Zellen beschrieben, von denen mir wahrscheinlich war, dass sie sich aus gewöhnlichen Epithelzellen der obersten Lage hervorbildeten. Soviel ich aber nach meinen jetzigen Erfahrungen zu urtheilen im Stande bin, neige ich der Ansicht zu, dass sich die Becherzellen aus den, Formveränderungen leichter zugänglichen, Epithelzellen der unteren Epithellagen hervorbilden, obwohl damit die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass durch einen eigenthümlichen Umwandlungsprocess sich noch in der obersten Lage Becherzellen aus Epithelzellen bilden können.

Wenn man tingirte Schnitte durch geschichtete Pflasterepithelien, in welchen massenhaft Becherzellen vorkommen, z. B. das Cloakenepithel der Plagiostomen, untersucht, so kann man bereits in der tiefsten, der Mucosa unmittelbar aufsitzenden, Zellenschichte Becherzellen nachweisen, die mitunter selbst der Schleimhaut aufsassen. Wenn man nun diese in der tiefsten Schichte vorkommenden Formen betrachtet, so wird man bemerken, dass sie im Allgemeinen kleiner sind als die in den oberen Schichten vorkommenden. Das Gerüstwerk der Filarmasse erscheint oft sehr wenig ausgebildet (Taf. XXV, Fig. 18), und hie und da gelingt es nur knotige Anschwellungen innerhalb der Theca zu beobachten, von denen man oft nur kaum wahrnehmbare Stränge abgehen sieht. So viel ich nach den Bildern, die ich zu beobachten Gelegenheit hatte, urtheilen kann, ist mir wahrscheinlich, dass durch einen eigenthümlichen Process sich das Maschenwerk der Filarmasse allmählich ausbildet und an den an die Oberfläche gerückten Formen am ausgebildetsten erscheint. Vielleicht finden sich, wenn die Annahme, dass sich die Becherzellen aus Epithelzellen hervorbilden, richtig ist, die ersten Anlagen der Filar- und Interfilarmasse der Becherzellen schon in den auch in den gewöhnlichen Epithelzellen häufig zu unterscheidenden zwei Substanzen. Auch der Nucleus zeigt in manchen in der Tiefe liegenden Becherzellen oft höchst eigenthümliche, noch an Epithelzellen erinnernde Formen. Während er sich am unteren Theile der bereits ausgebildeten Thecawand anschmiegt und ihre Form annimmt, ist er nach oben

Digitized by Google

hin manchmal von einer convexen Oberfläche begrenzt und zeigt noch nicht jene abgeplattete, in der Profilansicht halbmondförmig erscheinende Form, die man sonst in geschlossenen wie geöffneten Becherzellen fast immer finden kann. Die Thecawand, die bereits wohl differenzirt und stets doppelt contourirt erscheint, wird als ein Ausscheidungsproduct der Zellsubstanz selbst anzusehen sein, ähnlich wie es die Cuticularbildungen sind. Es scheint mir plausibel, anzunehmen, dass durch einen Umwandlungsprocess, der vorwiegend zur Bildung von Interfilarmasse beiträgt, und durch welchen dieselbe bedeutend an Volum zunimmt, der Kern dann an die Wand gedrückt wird, während die Theca ihre schöne prall gespannte Form dem nun allseitig von Innen auf sie wirkenden Drucke verdankt.

Wenn man weiter nach oben gerückte Becherzellen auf das Maschenwerk der Filarmasse hin prüft, so kann man allerdings häufig beobachten, dass dasselbe in solchen Formen oft dichter und schöner ausgebildet ist, obwohl mitunter so geringe Unterschiede vorhanden sind, dass es schwer fällt, sie zu erkennen. An den vielen Schnitten, die ich durchmusterte, ist mir wohl sehr häufig die grössere Ausbildung des Maschenwerkes in den an die Oberfläche gelangten Becherzellen aufgefallen. Inwieweit sich nun neue Stränge der Filarmasse bilden und auf wessen Kosten, das konnte ich wohl nicht entscheiden. Vielleicht liefert die Interfilarmasse den Stoff dazu. Ich bemerke schliesslich, dass auch Leydig (60) sich ganz bestimmt dahin aussprach, dass die Schleimzellen (aus der Haut verschiedener Fische) als abgeänderte Epithelzellen angesehen werden müssen.

An in den tieferen Lagen befindlichen Schleimzellen konnte Leydig einen Unterschied von den Epithelzellen nur durch das Vorhandensein eines „Secretraumes" in den ersteren constatiren.

Im Anschlusse an das eben Geschilderte möchte ich noch Ansichten anführen über die Entstehung der Becherzellen in Cylinderepithelien.

Während es Henle (16) unentschieden lässt, ob die Becherzellen umgewandelte Epithelialcylinder oder Formelemente eigener Art sind, neigt Oedmansson (17) der Ansicht zu, dass sich die Becherzellen nicht aus Epithelzellen entwickeln. Nach Arnstein (25) entstehen die Becherzellen des Dünndarmes aus den Cylinderzellen durch eine Formveränderung der letzteren.

Digitized by Google

Eimer (36) spricht sich gegen die Umwandlung von Cylinderzellen in Becherzellen aus. Partsch (52) betrachtet Cylinder- und Becherzellen als zwei Lebensformen derselben Zellform, von welchen die letzteren durch eine Mucinmetamorphose aus den ersteren sich bilden sollten. Auch Klein (57) betrachtet die Becherzellen als aus Cylinderzellen hervorgegangene Gebilde. Nach Drasch (58) gehen die Becherzellen im Trachealepithele aus Keilzellen hervor und bilden die Uebergangsstadien zu den Flimmerzellen. Kölliker (65) nimmt an, dass sich die Becherzellen im Bronchialepithele aus Ersatzzellen entwickeln, gibt aber die Möglichkeit zu, dass sich auch aus Flimmerzellen Becherzellen bilden können. Nach Patzelt (69) gehen die Becherzellen des Darmes aus gewöhnlichen Cylinderzellen hervor. v. Wittich (71) hält die Becherzellen des Darmes für verschiedene Entwicklungsstadien ein und derselben Zellform und glaubt, dass jede Epithelzelle unter dem Einflusse einer Schleimmetamorphose in eine Becherzelle umgewandelt werden könne. Nach Eimer (77) gehen die Becherzellen des Darmes aus den gewöhnlichen Epithelzellen hervor.

Das Vorkommen der Becherzellen.

Es wäre wohl ein zweckloses Beginnen, wollte ich alle Epithelien anführen, in welchen Becherzellen vorkommen. Es ist bekannt, dass sie im geschichteten Pflasterepithele ebenso zu finden sind, wie im Cylinder- oder Flimmerepithel. Und je weiter ausgedehnt die Epithelstudien werden, um so mehr kommt man zur Erkenntniss, dass diese interessanten Gebilde viel häufiger vorkommen, als man wohl ahnte. Wenngleich schon die Wirbelthiere eine grosse Formenzahl aufweisen, das eigentliche Verbreitungsgebiet findet man doch erst bei den Wirbellosen, und zwar besonders den Mollusken. Hier kann man auch die grössten und schönsten Formen finden und bleibt zukünftigen Untersuchungen noch ein weites Feld gewahrt. Ich erinnere nur an die grossen Formen im Mantel von Aplysien, wie sie von Blochmann[1]) beschrieben wurden, ebenso wie im Fusse von Tethys fimbriata, wo man die sackartigen Formen mit freiem Auge an Schnitten be-

1) F. Blochmann, Ueber die Drüsen des Mantelrandes bei Aplysien und verwandten Formen. Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. XXXVIII, 1883.


Digitized by Google

merken kann. Ich erwähne ferner, dass sich die Becherzellen in ausgebreitetem Maasse in den Epidermoidalbildungen jener Thiere (Wirbelthiere und Wirbelloser) vorfinden, welche im Wasser leben, was mit ihrer Function, Secretmassen auf die Oberfläche zu entleeren, um dieselbe schlüpfrig zu erhalten, übereinstimmt.

Eine Thatsache möchte ich noch zur Sprache bringen, die mir wohl bei allen Objecten, die ich untersuchte, auffiel. Und dies ist die Variabilität der Zahl der im Epithele vorkommenden Becherzellen.

In früheren Arbeiten, die über die Becherzellen aus den verschiedensten Objecten handeln, habe ich schon bemerkt, dass man, wenn man mehrere Individuen untersucht, Schwankungen in der Zahl der Becherzellen begegnet. An Stellen, wo man bei dem einen Individuum zahlreiche Formen findet, kann man bei dem anderen nur eine spärliche Anzahl nachweisen. Allerdings mag das Alter einen wesentlichen Einfluss auf die Verbreitung haben, wie ich an dem Cloakenepithele junger Acanthiasexemplare beobachten konnte, in welchem Becherzellen nicht so zahlreich zu finden waren, wie in ausgewachsenen Individuen.

Schon lange ist bekannt, dass man im Dünndarmepithele (von Kaninchen z. B.) bei manchen Individuen oft nur eine spärliche Anzahl von Becherzellen findet, während man in anderen Individuen sie oft häufig zu sehen Gelegenheit hat. Ich bin ausser Stande hierfür einen Grund anzugeben, und möchte mir nur noch zu bemerken erlauben, dass man diese Verhältnisse wohl, bald mehr bald weniger ausgeprägt, in allen Epithelien beobachten kann. Ich erwähne, dass ich im Dünndarme von Pflanzenfressern (Kaninchen, Schaf, Rinder) viel weniger Becherzellen beobachten konnte, als im Darme von Fleischfressern (Katze, Hund). Meine Beobachtungen in dieser Beziehung sind aber zu dürftig, um an eine Verallgemeinerung dieser Befunde denken zu können.

Becherzellen und Leydig'sche Zellen.

Ich habe an einem anderen Orte (87) mich eingehender darüber ausgesprochen, wie unzweckmässig es ist, bald von Becherzellen bald von Schleimzellen zu sprechen, besonders, da man mit Schleimzellen seit Leydig auch ganz andere Gebilde aus den verschiedensten Epithelien bezeichnete. Zudem ist es höchst

Digitized by Google

unlogisch, auch die Becherzellen einfach als Schleimzellen zu bezeichnen, wie es einige Autoren beliebten, da man ja aus der „schleimartigen“ Masse, die sie secerniren, noch nicht den Schluss ziehen kann, dass das Secret wirklich Mucin ist. Ich schlug deshalb l. c. vor, den Ausdruck Schleimzellen vollständig fallen zu lassen und nur von Becherzellen zu sprechen von jenen Gebilden, welche die bekannte Gestalt und Structur besitzen und ein Stoma erhalten. Jene uns noch räthselhaften Gebilde in der Oberhaut des Schwanzes der Salamander- und Tritonlarven sollen fortan mit Pfitzner (61) als Leydig'sche Zellen bezeichnet werden.

Ich stelle nachstehend die Unterschiede zwischen Becherzellen und Leydig'schen Zellen zusammen:

1. Die Becherzellen erhalten, sobald sie an die Oberfläche kommen, ein Stoma; an den Leydig'schen Zellen konnte bis nun nicht ein solches beobachtet werden.

2. Die Becherzellen zeigen mannigfache Formen durch den Auftritt verschiedener Anhangsgebilde, als: Stiel und Fuss.

3. Der Nucleus liegt in den Becherzellen (unbefussten Formen) stets am Grunde der Theca dicht an. In den Leydig'schen Zellen liegt der Kern in der Regel von der Membran entfernt, gewöhnlich in der Nähe des Centrums der Zellen.

4. Auf der äusseren Oberfläche der Thecawand der Becherzellen konnte ich nie ähnliche Zeichnungen wahrnehmen, die etwa an jene von Langerhans beschriebenen rippenartigen und von Flemming als Intercellularbrücken angesprochenen Verdickungen erinnerten, sondern die äussere Thecawand schien stets glatt zu sein.

5. Die Becherzellen entleeren ihren Inhalt successive durch das gebildete Stoma und sind als einzellige Drüsen anzusehen, während die Function der Leydig'schen Zellen noch fraglich ist.

Becherzellen und Schleimdrüsenzellen.

Schiefferdecker (74) kam durch seine Untersuchungen am Blasenepithel von Amphibien zu dem Resultate, dass die daselbst vorkommenden Becherzellen (von ihm Schleimzellen genannt) als einzellige Schleimdrüsen anzusehen sind, die mit den Zellen der zusammengesetzten Schleimdrüsen der Säugethiere gleiche Form und Structur besitzen sollten. Ich habe mich (76, 84, 85, 88, 89) gegen diese von Schiefferdecker aufgestellte Behauptung aus-

Digitized by Google

gesprochen, indem ich betonte, dass die Becherzellen specifische Gebilde seien, die mit den Zellen der echten Schleimdrüsen (Gaumendrüsen des Kaninchens etc.) mannigfache Analogie besitzen, die aber mit denselben nicht identificirt werden dürfen.

Diese Behauptung halte ich auch noch heute im vollen Umfange aufrecht.

Untersucht man isolirte Schleimdrüsenzellen (z. B. Gaumendrüsen des Kaninchens [1])) an Isolationspräparaten aus 0,5 perc. Osmiumsäure oder aus Müller'scher Flüssigkeit (Taf. XXIX, Fig. 7, a—d), so kann man bemerken, dass dieselben von einer doppelt contourirten Membran umgeben sind, welche auf der äusseren Oberfläche nicht etwa glatt und so prall und schön geformt wie bei den Becherzellen erscheint, sondern die verschiedene Einkerbungen besitzt, die wohl durch den Druck benachbarter Zellen hervorgerufen wurden, und auf der Oberfläche gelingt es öfter, kleine Zacken wahrzunehmen, die als die Ueberbleibsel gerissener Intercellularbrücken anzusehen sein dürften. Niemals ist es mir gelungen, an isolirten Schleimdrüsenzellen jene schön geformte, für die Becherzellen so charakterische, prall gespannte, Membran zu beobachten.

Betrachtet man den Inhalt der Schleimdrüsenzellen genauer, so kann man ebenfalls zwei Substanzen, wie in den Becherzellen, beobachten. Eine in Form eines Maschenwerkes das Innere der Zelle durchziehende, aus Strängen bestehende, Filarmasse und eine zwischen den Maschen vorfindliche, anscheinend homogene, Substanz, Interfilarmasse.

Die Anordnung der Filarmasse studirte ich an Schnitten, welche nach den an einem anderen Orte [2]) angegebenen Doppeltinctionsmethoden, mit Bismarckbraun nach Weigert, oder salpetersaurem Rosanilin, gefärbt worden waren. Zum grössten Theile härtete ich die frisch herauspräparirten Drüsen in Müller'scher Flüssigkeit.

Wenn man nun solche tingirte Schnitte durchmustert, so kann man die maschenartige Anordnung der Stränge der Filarmasse sehr leicht beobachten (Taf. XXIX, Fig. 4, a—c).

---

1) Ich erwähne, dass ich diese Verhältnisse wohl an allen von mir untersuchten Schleimdrüsen bestätigt fand.

2) Man vergl. „Untersuchungsmethoden“.


Digitized by Google

Die Maschen selbst sind entweder polygonal oder rundlich und zeigen auch in ein und derselben Zelle verschiedene Grösse. Die Stränge der Filarmasse, welche die Maschen bilden, erscheinen stets homogen, sind gerade oder etwas gebogen, und zeigen an den Maschenecken sehr häufig knotige Verdickungen, die mir aber in keiner der untersuchten Schleimdrüsenzellen so ausgeprägt erschienen, wie an den meisten Becherzellen. Die Stränge selbst zeigen fast durchaus die gleiche Dicke. Wenn man die verschiedenen Acini der Schleimdrüsen untersucht, so kann man nicht selten finden, dass in manchen Acinis das Maschenwerk bedeutend ausgebildeter und nach Behandlung mit verschiedenen Doppeltinctionen viel deutlicher erscheint.

Ob wir es hier mit verschiedenen Functions- oder Entwicklungsstadien der Drüsenzellen zu thun haben, ist, glaube ich, wohl schwer zu entscheiden.

Allerdings fand Schiefferdecker nach Chordareizung in den Zellen der Submaxillaris des Hundes ein scharf ausgebildetes Netzwerk, das sich mit Anilingrün intensiv tingirte. Ich habe bei meinen Objecten keine Reizversuche angestellt, konnte mich aber stets (namentlich an den Gaumendrüsen und den Schleimdrüsen in der Trachea vom Kaninchen, ebenso an den Schleimdrüsen vom Zungengrunde desselben Thieres) überzeugen, dass man selbst in der ungereizten Drüse an Schnitten mit nachfolgender Tinction wohl stets im Stande ist, ein Maschenwerk in den Drüsenzellen zu beobachten, wenn es auch in dem einen oder anderen Acinus oft stärker tingirt war. Niemals konnte ich aber in den Schleimdrüsenzellen jene eigenthümliche Ansammlung von Filarmasse am Grunde (Nähe des Kernes) der Zelle bemerken, die in den Becherzellen oft so prägnant hervortritt. Auch die innere Wand der Drüsenzellenmembran ist ebenso wie bei den Becherzellen von dem Maschenwerke ausgekleidet, und gelingt es auch hie und da an Schnitten der Membran eng anliegende Stränge zu beobachten, die auf Querschnitten Höckerchen der Wand selbst vortäuschen können.

Die Interfilarmasse, die den übrigen Raum der Drüsenzelle erfüllt, erscheint wohl stets homogen. Sie nimmt bestimmte Farbstoffe bei weitem geringer auf wie die Filarmasse und zeigt in manchen Acinis oft ein eigenthümliches Verhalten. Wenn man z. B. Schnitte von den Gaumendrüsen eines Kaninchens mit Bis-

Digitized by Google

marckbraun-Methylgrün färbt, so kann man bemerken, dass in den meisten Acinis nach gelungener Tinction sich die Interfilarmasse gewöhnlich saftgrün, die Filarmasse aber dunkelbraun färbt (Taf. XXIX, Fig. 4, b, c). In manchen Acinis aber (Fig. 4, a) kann man dann eine in den verschiedensten Nuancen auftretende Braunfärbung der Interfilarmasse beobachten. Allerdings kann man sehr häufig sogar in einem und demselben Acinus die verschiedensten Färbungen der Interfilarmasse bemerken. Ich bin ausser Stande, einen Grund für dieses eigenthümliche Verhalten anzuführen. Es ist wohl möglich, dass sich in den verschiedenen Zellen eigenthümliche Differenzirungen vollziehen, die uns aber noch vollkommen dunkel sind. Auch in ein und derselben Zelle konnte ich manchmal die mannigfachsten Abstufungen vom Braun bis in das schönste Saftgrün bemerken.

Der Nucleus in der Drüsenzelle erscheint wohl in der Regel als ein ellipsoidähnlicher oder sphärischer Körper, der sehr häufig von der Membran entfernt liegt und in seinem Innern oft ein deutliches Gerüstwerk (an Chromsäure- oder Osmiumpräparaten) zeigt. Selbst bei scharf ausgebildetem Maschenwerke konnte ich denselben oft noch von der Zellmembran entfernt liegen sehen. Niemals ist es mir gelungen, einen Zusammenhang der Filarmasse der Zelle mit dem Gerüstwerke des Kernes nachzuweisen, obwohl es sehr häufig gelingt, einzelne Stränge der ersteren Substanz bis zum Kerne ziehen zu sehen.

Nicht selten gelingt es an isolirten Schleimdrüsenzellen, an dem der Tunica propria zugekehrten Theile der Zelle einen schwanzartigen Fortsatz, den man ebenfalls als Stiel bezeichnen kann, zu bemerken. Derselbe zeigt mannigfache Form und Grösse, und ist wohl nur als eine Fortsetzung der Zellmembran selbst aufzufassen, denn man kann häufig in dem oberen grösseren Theile desselben noch deutlich die Membran nachweisen, während sie im unteren Theile an einander rückt und verschmilzt. Gewöhnlich kann man im oberen Theile des Stieles eine granulirte Masse, sehr häufig aber auch eine homogen erscheinende Substanz beobachten. Wenn man an mit Eosin-Methylgrün gefärbten Schnitten (ich beobachte dies besonders an den Schleimdrüsen vom Zungengrunde des Kaninchens) die mit einem Anhange (Stiele) versehenen Drüsenzellen beobachtet, so kann man bemerken, dass sich die eigentliche Zelle schön grün, der Anhang aber mehr röthlich tingirt. Dies Ver-

Digitized by Google

halten deutet wohl auf einen Unterschied des Inhaltes der Zelle und des Anhanges hin.

Was nun den Secretionsprocess bei den zusammengesetzten Schleimdrüsen anbelangt, so ist derselbe wohl sehr schwer zu verfolgen. Von verschiedenen Forschern sind an isolirten Schleimdrüsenzellen, ebenso wie an Schnitten, Stomata an denselben nachgewiesen worden. Auch ich kann diesen Befund nur bestätigen. Allerdings ist es mir nicht gelungen, aus den Stomata derselben Pröpfe herausragen zu sehen, wie bei den Becherzellen. Aber schon Schiefferdecker (74) hat in den Ausführungsgängen krümmliche Massen, die er als Filarmasse deutet, nachweisen können, und ich kann dieses nur bestätigen. Wenn man die Ausführungsgänge in unmittelbarer Nähe der Acini auf gut tingirten Schnitten näher untersucht, so kann man sehr häufig in denselben kleine Massen bemerken, die nichts anderes als die aus den Drüsenzellen ausgestossenen Maschen der Filarmasse sind, allerdings in einem so verzerrten Zustande, dass man nur hie und da noch einzelne Maschen erkennen kann. Dass auch die Interfilarmasse ausgestossen wird, und im Secrete selbst bedeutend überwiegt, kann man stets beobachten. Im gemeinsamen Ausführungsgang zahlreicher Acini kann man nach gelungener Tinction jene auch bereits von Schiefferdecker beschriebenen, oft in Wellenlinien sich hinschlängelnden, Fäden beobachten.

Ueber die Constitution der Filar- und Interfilarmasse wurde schon oben (p. 559) gesprochen.

Vergleicht man nun das bisher über die Schleimdrüsen Vorgebrachte mit dem über die Becherzellen, so ergeben sich wohl mannigfache Analogien. Es ist gewiss ein Verdienst Schiefferdecker's, zuerst darauf hingewiesen zu haben, allein meiner Ansicht nach ist genannter Forscher wohl zu weit gegangen. Denn die Becherzellen aus dem Blasenepithel der Amphibien sind kein Object, um sich genügend über den Bau dieser Gebilde orientiren zu können. Und Schiefferdecker liess sich herbei, auf Grund seiner Färbemethoden über Functionsstadien zu sprechen, die, soviel ich an demselben Objecte beobachtet habe, gar nicht existiren. Man muss nur das Verhalten unserer Tinctionsmittel kennen, um zur Einsicht zu kommen, dass besonnene Vorsicht gerade da am Platze ist, wo es sich darum handelt, auf Grund verschiedener Tinctionsbilder auf die Function einer Drüsenzelle zu schliessen.

Digitized by Google

Schiefferdecker identificirte nun geradezu die Becherzellen aus der Amphibienblase und die Zellen zusammengesetzter Schleimdrüsen. Wenn man aber die bereits erwähnten Unterschiede betrachtet, so wird einem sofort klar, dass man die Becherzellen als selbständige, specifische, Gebilde betrachten muss, denen man aber eine grosse Analogie mit den Zellen der zusammengesetzten Schleimdrüsen nicht absprechen kann.

Es liegt wohl nahe, daran zu denken, dass auch in den Zellen der zusammengesetzten Schleimdrüsen sich ähnliche Vorgänge abspielen, wie innerhalb der Theca der Becherzellen. Ich habe allerdings über den Secretionsvorgang bei Schleimdrüsen keine Untersuchungen angestellt. Aber aus den neueren Untersuchungen geht hervor, dass die Zellen beim Secretionsacte wohl nicht zerstört werden. Es wäre ja wohl möglich, dass innerhalb der Schleimdrüsenzellen sich ein ähnlicher Process abwickelt, wie ich ihn für die Becherzellen wahrscheinlich zu machen suchte. Jedenfalls würde dann der Befund stimmen, dass nicht nach jedem Secretionsacte die Zelle ausgestossen wird, sondern dass sie im Stande ist, den Secretionsact öfter zu wiederholen.

Ueber all' diese interessanten Vorgänge wird hoffentlich ausführlich zukünftige Forschung zu berichten haben.

Bechermetamorphose.

Die Thatsache, dass im Dünndarmepithele verschiedener Wirbelthiere an verschiedenen Stellen bald sehr häufig, bald wieder seltener Becherzellen zu finden sind, haben zu der Ansicht zahlreicher Forscher geführt, dass die Becherzellen nur Kunstproducte und keine lebenden Zellen seien. Wenn nun auch diese letztere Auffassung nach unseren jetzigen Erfahrungen fallen gelassen werden muss, das Eine ist sicher, dass unter Einwirkung gewisser Reagentien, sowohl in Cylinder- wie in geschichteten Pflasterepithelien, aus gewöhnlichen Epithelzellen becherähnliche Gebilde entstehen können. Schon gelegentlich der Untersuchung der Becherzellen aus dem Blasenepithele des Frosches konnte ich nach Isolation mit Drittel-Alkohol höchst eigenthümliche, an Becherzellen erinnernde, Zellformen beobachten, die ich an den aus Müller'scher Flüssigkeit oder Osmiumsäure stammenden Präparaten nie beobachten konnte. Ich habe diese Formen

auch schon damals als durch die Einwirkung des Reagens hervorgerufene Kunstproducte bezeichnet. Nach meinen heutigen Erfahrungen, nachdem ich mit Drittel-Alkohol ziemlich häufig Versuche angestellt habe, muss ich bekennen, dass dies Reagens allerdings sehr häufig im Stande ist, unter mir noch nicht bekannten Umständen durch einen eigenthümlichen Umwandlungsprocess aus gewöhnlichen Epithelzellen Becherzellen vortäuschende Formen zu bilden. Wenn man ganze Blasen verschiedener Amphibien (Frosch, Kröte, Triton), Stücke aus dem Dünndarme verschiedener Wirbelthiere, Oesophagustheile des Frosches u. s. w. durch 24 Stunden in Drittel-Alkohol belässt und nach dieser Zeit mit einem feinen Scalpell das Epithel von der Schleimhaut trennt, so gelingt es manchmal, in der Blase des Frosches z. B., in welcher nur sehr wenige Becherzellen vorkommen, gradezu massenhaft neben exquisiten Becherzellen Formen zu finden, welche sehr an die von F. E. Schulze beschriebenen befussten Becherzellen, wie sie im Darmepithele u. s. w. vorkommen, erinnern, die ich aber an Präparaten aus Müller'scher Flüssigkeit oder Osmiumsäure niemals beobachten konnte. Ich habe auch damals (75) auf Taf. II, Fig. 4 B, m, n, o Formen abgebildet, welche ich bei erneuter Controle an Präparaten aus Osmiumsäure niemals wieder finden konnte, und die ich auch jetzt für Kunstproducte halte. Der ganze Vorgang ist von höchst eigenthümlicher Art. An diesen ganz bestimmt aus den gewöhnlichen Epithelzellen durch das Reagens hervorgerufenen Formen kann man eine deutliche Membran (Theca) und sehr häufig auch ein rundliches Stoma unterscheiden. Die Theca selbst zeigt schön rundliche Formen, und auch im Innern kann man zwei Substanzen, eine in Form eines allerdings ziemlich undeutlichen Gerüstwerkes die Theca durchziehende Filarmasse und eine zwischen derselben liegende homogen erscheinende Interfilarmasse unterscheiden. Auch der Kern ist oft an das untere Ende der Zelle gerückt und nimmt eigenthümliche Formen an.

Manchmal konnte ich im Blasenepithele des Frosches[1]) an Profilansichten des Epitheles bemerken, dass fast jede Epithelzelle in eine becherähnliche Form umgewandelt war, deren oberer Theil eine deutliche Theca besass, während der untere Theil noch ganz den Habitus gewöhnlicher Epithelzellen zeigte, und in welchem

1) Nach 24stündiger Einwirkung von Drittel-Alkohol.

Digitized by Google

auch der Kern lag. Aehnliche Erscheinungen konnte ich nach Einwirkung von Drittel-Alkohol im Dünndarmepithele verschiedener Wirbelthiere beobachten. Es ist mir sehr wahrscheinlich, da man diese Verhältnisse nicht immer und in der Ausdehnung beobachten kann, dass unter ganz eigenthümlichen, uns noch völlig dunklen, Bedingungen durch eine Art Quellungsprocess, hervorgerufen durch das Reagens, sich aus gewöhnlichen Epithelzellen becherähnliche Formen bilden können. Ich glaube, dass gerade diese eigenthümlichen Erscheinungen geeignet sind, uns über die Entwicklung der Becherzellen aus gewöhnlichen Epithelzellen, wie ich es früher wahrscheinlich zu machen suchte, Aufklärung zu bringen. Allerdings müsste auf Grund zahlreicher, mit den verschiedensten Reagentien anzustellenden, Versuche ein umfassendes Beobachtungsmaterial gesammelt werden, um auf Grund dieser Daten nur einigermaassen sichere Schlüsse ziehen zu können.

Entschieden auseinanderhalten muss man aber die in den Epithelien existirenden echten Becherzellen von den durch das Reagens hervorgerufenen becherähnlichen Gebilden. Man wird dann auch nicht in den Fehler zahlreicher Untersucher verfallen, jede Becherzelle einfach als ein Kunstproduct zu betrachten.

Anschliessend möchte ich mir auch etwas über die Epithelzellen des Magens zu bemerken erlauben, die man gewöhnlich auch als Becherzellen betrachtet, eine Ansicht, deren Aufstellung man gewöhnlich F. E. Schulze (28) in die Schuhe schiebt, obwohl dieser Autor ausdrücklich bemerkt, dass das den Magen deckende Epithel aus oben offenen Cylinderzellen besteht, und es auch wirklich fraglich erscheine, ob man diese Zellen, da ihnen die bauchige Theca mangle, zu den Becherzellen rechnen dürfe (p. 176 l. c.).

Das Magenepithel besteht aus cylinderförmigen Zellen, die durch bestimmte Reagentien, wie Drittel-Alkohol, Müller'sche Flüssigkeit etc., sehr leicht Quellungen erleiden und am oberen Theile dann ein Stoma und hervorgequollenen Inhalt zeigen. Allerdings kann man auch häufig ein Reticulum (Filarmasse), das übrigens schon Klein l. c. beim Triton beschrieben, in der Zelle beobachten. So viel ist aber sicher, dass man die Epithelzellen des Magens nicht einfach als Becherzellen, die durch ihre bauchige Theca und differenzirten Inhalt charakterisirt sind, betrachten darf, sondern als Zellen sui generis, ebenso, wie man sie auch im Blasenepithel von Testudo graeca findet.

Digitized by Google

Bedeutung der Becherzellen.

Wenn man die Literatur über die Becherzellen durchgeht und die verschiedenen Ansichten über die Bedeutung derselben vernimmt, so muss es einem fast Wunder nehmen, dass über die Stellung solcher verhältnissmässig einfach gebauten Elemente zum Theil geradezu abenteuerliche, zum Theil widersprechende Ansichten aufgestellt werden konnten.

Während die ältesten Autoren, so Henle (1), Gruby und Delafond (2) sich mit der Constatirung dieser Gebilde im Epithele begnügten, hielt sie Frerichs (3) im Darmepithele für entleerte Cylinderzellen. Kölliker (9) sah die Becherzellen des Dünndarmes als geborstene, zusammengefallene und in Regeneration begriffene, Zellen an. Leydig (11) zieht bereits eine Parallele zwischen den Becherzellen aus der Oberhaut verschiedener Fische (Leuciscus, Polypterus) und den einzelligen Drüsen bei Wirbellosen (Piscicola etc,). Donders (12) erwähnt, dass nach Heidenhain oben offene Epithelzellen des Darmes (wohl Becherzellen) mit Zellen des subepithelialen Gewebes im Zusammenhange stehen und in Verbindung mit diesen ein mit vollständigen Wandungen versehenes System von Hohlgängen bilden sollten. Kölliker (14) bezeichnet die Becherzellen aus der Oberhaut von Lepidosiren als einzellige Drüsen. Henle (16) lässt es bei Beschreibung des Darmepitheles unentschieden, ob die Becherzellen umgewandelte Epithelialcylinder oder Formelemente eigener Art sind. Oedmansson (17) [1]) neigt der Ansicht zu, dass die Becherzellen selbständige Gebilde sind. Gegenbaur (18) betrachtete die Becherzellen im Epithel des Balkennetzes der Lungen als Secretionsapparate und stellt sie zwischen die gewöhnlichen Secretzellen vieler Drüsen und die einzelligen Drüsen der Wirbellosen. Dönitz (19) betrachtet die Becherzellen des Darmes als Kunstproducte, da er sowohl nach Behandlung mit einer 5 perc. Lösung phosphorsauren Natrons als auch mit Wasser ein massenhaftes Auftreten von Becherzellen beobachten konnte. Ferner

---

1) In einer Anmerkung zu Oedmansson's Arbeit hält A. Key die flaschenförmigen Zellen (Becherzellen) der unteren Zungengegend für Endbildungen von Nerven.

Digitized by Google

erklärte Dönitz (20) die Vacuolen (Becherzellen) Letzerich's für geborstene Zellen, und da man sie häufig im Darmschleime findet, so sind sie nichts anderes als abgeplattete Epithelzellen, die behufs Regeneration der Schleimhaut ausgestossen wurden. Fles (21) hielt die Becherzellen im Darmepithele für Zellhüllen. Nach Letzerich (22) sind die Vacuolen, wie er die Becherzellen im Darmepithele nannte, Hohlkörper, welche mit deutlich contourirten Schläuchen unter dem Epithele im Bindegewebe zusammenhängen und daselbst ein weitmaschiges Netz bilden. Nach ihm sind die Vacuolen Resorptionsorgane, bestimmt, der Fettresorption und der Aufnahme der Eiweisskörper zu dienen.

Letzerich's phantastische Deutung der Becherzellen brachte die Frage nach ihrer Bedeutung in lebhaften Fluss und rief eine Reihe von Arbeiten hervor, die sich wohl zum grössten Theile mit den Becherzellen des Darmcanales beschäftigten. Mit F. E. Schulze's umfassender Arbeit (28), die uns eine ungeahnte Formenmannigfaltigkeit kennen lehrte, bekam man zuerst eine befriedigende morphologische Einsicht in diese interessanten Gebilde, und es ist vorzüglich das Verdienst dieses Forschers, mit Nachdruck den Satz vertreten zu haben, dass die Becherzellen als einzellige Drüsen anzusehen seien. Erdmann (24) hält die Becherzellen für bei der Präparation entstandene Kunstproducte. Nach Knauff (27) kann man in der Becherzelle keine elementare Drüse sehen, da die Existenz derselben mit dem Secretionsvorgange ihren Abschluss findet. J. Sachs (23) hält die Becherzellen für Kunstproducte, während Arnstein (25) sich für die Auffassung Schulze's erklärt, derzufolge die Becherzellen als Secretionsorgane zu deuten sind. In einer zweiten Mittheilung (26) hält Letzerich seine früher (22) aufgestellte Deutung der Becherzellen aufrecht. Nach H. Oeffinger (29) sind die Becherzellen veränderte Epithelzellen, und scheint ihm Leydig's Ansicht (11) die richtige zu sein. Lipsky (35) erklärt die Becherzellen für Kunstproducte. E. Fries (34) deutet die Becherzellen wohl als secernirende Gebilde, denen eine mittelbare resorbirende Thätigkeit dadurch zukommt, dass sie durch ihre Ausscheidung die Resorption von Seite der Epithelzellen erleichtern. Nach Eimer (30) sind die Becherzellen des Darmes selbständige Gebilde, welche mit der Eiterkörperchenbildung in Zusammenhang stehen, indem sich letztere

Digitized by Google

innerhalb der Theca durch eine Art Furchungsprozess (endogene Zellbildung) hervorbilden sollten. In einer weiteren Arbeit (31) spricht Eimer die Becherzellen des Darmes als zur Excretion von wahrscheinlich im Körper unlöslichen Stoffen dienliche Organe an. Kölliker (32) nennt die Becherzellen des Darmes Drüsenzellen des Epitheles und lässt die Möglichkeit zu, dass dieselben eine ähnliche Bedeutung haben, wie die einzelligen Drüsen in der Oberhaut von Lepidosiren. Rabl-Rückhardt (38) betrachtet die Becherzellen aus der Wand der Kiemenhöhle von Buccinum undatum als selbständige Gebilde, deren Inhalt eine dem Mucin nahestehende Beschaffenheit angenommen hat. Ranvier (45) hält die Becherzellen mit F. E. Schulze für einzellige Drüsen. Edinger (50) hält die Becherzellen aus dem Oesophagus von Torpedo aculeata wohl für secernirende Apparate. Nach Drasch (58) sind die Becherzellen im Trachealepithele als Uebergangsstadien von den Keilzellen zu den Flimmerzellen zu betrachten. Flemming (62) schliesst sich der Ansicht Schulze's an, dass die Becherzellen allerorten als eigenartige, besonders fungirende, Epithelzellen anzusehen sind. In einer anderen Arbeit (64) wiederholt Drasch seine schon früher (58) aufgestellte Meinung. Kölliker (65) betrachtet die Becherzellen im Bronchialepithele als besondere Absonderungszellen. Auch v. Wittich (71) hält die Becherzellen des Darmes für secretorische Organe. P. Schiefferdecker (74) betrachtet die Becherzellen im Blasenepithele des Frosches und der Kröte als einzellige Schleimdrüsen. List (75) sieht die Becherzellen im Blasenepithele des Frosches als einzellige Drüsen an; dieselbe Bedeutung haben auch die Becherzellen im Cloakenepithele von Scyllium canicula (76). Nach Paulicki (79) sind die Becherzellen aus der Oberhaut des Axolotls als einzellige Drüsen zu betrachten, deren Funktion in der Absonderung von Schleim auf die Oberfläche besteht. Nach Boll (92) sind die Becherzellen in der Haut der Mollusken als schleimbereitende Organe anzusehen. Livon (101) betrachtet die Becherzellen aus dem Darmepithele von Cephalopoden als einzellige Drüsen.

In einer Reihe von Arbeiten (84, 85, 88, 89) habe ich den Nachweis zu führen versucht, dass die Becherzellen aus den verschiedensten Objecten als secernirende Gebilde und zwar als einzellige Drüsen anzusehen seien. Und diesen Satz, den schon F. E. Schulze mit vollem Scharfblick ausgesprochen, verallge-

Digitized by Google

meinere ich nach meinen jetzigen Erfahrungen dahin, dass man die Becherzellen überall, ob sie nun im geschichteten Pflasterepithele oder Cylinderepithele vorkommen, als einzellige Drüsen anzusprechen hat. Ich habe mich stets gehütet, die Becherzellen als Schleimdrüsen zu bezeichnen, weil mir über die Natur des Secretes, trotz mancher Reaktionen, die auf eine mucinähnliche Substanz hindeuten, zu wenig Erfahrung zu Gebote steht. Hier bleibt dem physiologischen Chemiker noch ein weites Feld gewahrt.

Darüber aber, dass die Becherzellen selbst als einzellige Drüsen aufzufassen sind, die zeitweise aus ihren Stomata Secret ausstossen, wird wohl Niemand mehr Zweifel erheben, der je an überlebenden Objecten Beobachtungen gesammelt hat. Etwas anders gestaltet sich aber die Sache, wenn man das Verhältniss zu den Epithelzellen betrachtet und die Frage aufwirft, sind die Becherzellen selbständige Gebide oder nicht? Ich glaube auch hier wird man der ersteren Ansicht zuneigen müssen, wenn auch die Wahrscheinlichkeit vorhanden ist, dass sich die Becherzellen aus gewöhnlichen Epithelzellen, sei es nun zu bestimmter Zeit (Darmepithel), sei es in verschiedenen Schichten, sich hervorbilden. Die Abstammung aus gewöhnlichen Epithelzellen wird offenbar nicht als Kriterium verwendet werden können, den Becherzellen ihre Selbständigkeit abzusprechen, da mit der Metamorphose nicht nur eine morphologische, sondern auch eine tief eingreifende physiologische Veränderung stattgefunden hat. Man wird also die Becherzellen als selbständige, specifische, Gebilde überall aufzufassen haben.

Anschliessend möchte ich mir einiges über die Drasch'sche Deutung (58, 64) der Becherzellen im Trachealepithele zu bemerken erlauben. Drasch sieht im Zusammenhange mit dem Regenerationsprocesse im Epithele die Becherzellen als Uebergangsstadien von den Keilzellen zu den Flimmerzellen an, eine Ansicht, die bereits Kölliker (65) und Waller und Björkman (68), die an demselben Objecte arbeiteten, nicht theilen konnten. Auch ich habe mich eingehender mit den Becherzellen des Trachealepitheles beschäftigt und bin geneigt, sie mit Kölliker und Waller und Björkman als aus den Flimmerzellen durch einen eigenthümlichen Umwandlungsprocess hervorgegangene selbständige Gebilde anzusprechen. Drasch behauptet zwar (64), die Becherzellen aus

Digitized by Google

der Oberhaut der Amphibien und der Fische seien ganz andere Gebilde als die des Trachealepitheles. Hätte aber genannter Autor sich nur einigermaassen die verschiedenen Formen der Becherzellen angesehen, die in einem und demselben Epithele zu finden sind, er würde zu diesem Schlusse wol nicht gekommen sein. Nun haben aber die Becherzellen im Trachealepithele (ich untersuchte besonders am Schafe) ganz denselben Bau wie diejenigen aus dem Darmepithel oder aus der Nasenschleimhaut, zeigen aber (und dies dürfte wohl auf die verschiedenen Druckverhältnisse zurückzuführen sein), nie solche schöne bauchige Thecae, wie man sie im Darmepithele so häufig finden kann. Auch Tinctionsmitteln gegenüber verhalten sie sich wie andere Becherzellen. Nun pflichte auch ich der Anschauung Kölliker's (65) vollkommen bei, wonach es a priori höchst unwahrscheinlich ist, dass aus offenen absondernden Zellen wieder gewöhnliche Epithelzellen sich bilden sollten. Wenn man nun den Secretions- und den Ausstossungsprocess bei andern Becherzellen im Auge behält (im Trachealepithele konnte ich zwar keine Untergangsstadien finden), so wird einem der von Drasch gezogene Schluss als ein höchst unwahrscheinlicher erscheinen müssen und man der Ansicht zuneigen, dass die Becherzellen auch im Trachealepithele als selbstständige Gebilde, als einzellige Drüsen, aufzufassen sind.

Einwirkung verschiedener Reagentien auf Becherzellen.

I. 10 perc. Chlornatriumlösung (Taf. XXVII, Fig. 10).

Wenn man Epithelien, in welchen Becherzellen vorkommen, 24 Stunden in einer 10 perc. Chlornatriumlösung belässt, um Isolationspräparate zu bekommen, so findet man die Becherzellen in der Weise verändert, dass sie in ihrer Gestalt etwas alterirt (gequollen) erscheinen, während der Inhalt in Form kleiner, klumpiger, stark lichtbrechender, Körner differenzirt ist. Geschlossene und geöffnete Becherzellen verhalten sich gleichartig.

II. 1 perc. Chlornatriumlösung (Taf. XXVII, Fig. 12).

Auf Zusatz von 1 perc. Chlornatriumlösung zu frischen Becherzellen konnte ich stets ein deutliches Hervortreten der Maschen der Filarmasse bemerken.

Digitized by Google

III. Salpetersaures Silberoxyd.

Dieses Reagens, das ich nach Ranvier stets in sehr verdünnter Lösung (1 : 300) anwendete, bewirkt ein lebhaftes Quellen der Becherzellen. An Blasen vom Bombinator bombinus, die mit diesem Reagens behandelt worden waren, konnte ich über fast allen Stomata grosse, das Volum der Theca übertreffende, Pröpfe hervorragen sehen. Auch die Grösse der Becherzellen erscheint im Vergleiche mit dem frischen Objecte etwas verändert.

IV. Drittel-Alkohol.

Diesen Alkohol, welchen ich nach Ranvier's Vorgang in früheren Arbeiten zur Isolation der Becherzellen verwendete, zieht sehr häufig Quellungsprocesse nach sich. Ich habe darüber bereits an einem anderen Orte Mittheilung gemacht[1].

V. Essigsäure.

In früheren Arbeiten habe ich bereits bemerkt, dass Essigsäure (Acid. acet. conc.) Quellungserscheinungen an den Becherzellen hervorruft. An frischen geschlossenen Formen konnte ich nach Zusatz dieses Reagens häufig Stomabildung und unmittelbar darauf ein Hervorquellen des Inhaltes beobachten.

Erklärung der Tafeln.

Tafel XXV.

(Sämmtliche Figuren beziehen sich auf die Oberhaut vom Rücken der Torpedo marmorata.)

Fig. 1—18 u. 20—27 Becherzellen aus Querschnitten durch die Oberhaut von Torpedo, sämmtlich in der Richtung der Längsaxe getroffen; Fig. 19 Querschnitt durch eine Becherzelle, aus einem Schrägschnitte durch das Epithel.

---

1) Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie. Bd. II. Heft IV. 1885.

Digitized by Google

Fig. 1—12 Bei mittlerer Einstellung gezeichnete, geschlossene, Becherzelle, Fig. 13 eine bei oberflächlicher, Fig. 14 dieselbe bei mittlerer Einstellung, Fig. 15—18 geschlossene (wovon die in Fig. 18 gezeichnete aus der untersten Schichte des Epithels stammt), Fig. 20 geschlossene, Fig. 21 u. 22 im Stadium der Stomabildung begriffene, Fig. 13—27 geöffnete und Secret ausstossende Becherzellen, sämmtlich bei mittlerer Einstellung gezeichnet. Härtung in $^1/_4\,^0/_0$iger Chromsäure, Tinction mit salpetersaurem Rosanilin $\frac{600}{1}$.

Tafel XXVI.

(Sämmtliche Figuren beziehen sich auf die Oberhaut vom Rücken der Torpedo marmorata.)

Fig. 1—9 geöffnete Becherzellen.

Fig. 10—18 im Stadium des Ausstossens (Unterganges) begriffene Becherzellen. Sämmtliche Figuren wurden nach Querschnitten durch das Epithel gezeichnet. Härtung in $^1/_4\,^0/_0$iger Chromsäure, Tinction mit salpetersaurem Rosanilin $\frac{600}{1}$.

Tafel XXVII.

Fig. 1—8 Becherzellen aus Längsschnitten durch eine Bartel von Cobitis fossilis. Härtung in $^1/_4\,^0/_0$iger Chromsäure, Tinction mit salpetersaurem Rosanilin. Fig. 1, 3, 4, 5, 7, 8 $\frac{1025}{1}$; Fig. 2, 6 $\frac{600}{1}$.

Fig. 1—3 geschlossene, ungestielte, Fig. 4 geöffnete, ungestielte, Fig. 5 geschlossene, gestielte, Fig. 6 geöffnete, gestielte, Fig. 7 geschlossene, befusste, Fig. 8 geöffnete, befusste Becherzelle.

Fig. 9 Becherzellen aus einem Querschnitte durch den Dünndarm einer jungen Katze. a und b geöffnete, gestielte, Formen. Härtung in Müller'scher Flüssigkeit, Tinction mit salpetersaurem Rosanilin $\frac{600}{1}$.

Fig. 10 a—c Becherzellen aus dem Blasenepithel des Frosches (Rana esculenta). Nach 24stündiger Einwirkung von 10 perc. Chlornatriumlösung isolirt $\frac{600}{1}$.

Fig. 11 a—c befusste Becherzellen aus der Choanenschleimhaut des Kaninchens. Aus einem Querschnitte. Härtung in Müller'scher Flüssigkeit, Doppeltinction mit salpetersaurem Rosanilin und Methylgrün $\frac{600}{1}$.

Fig. 12 Becherzelle aus dem Cloakenepithele von Raja marginata. Nach Einwirkung von 1 perc. Chlornatriumlösung $\frac{600}{1}$.

Digitized by Google

Fig. 13 Becherzelle aus dem Cloakenepithele von Raja marginata. Nach Zusatz von conc. Essigsäure $\frac{600}{1}$.

Fig. 14 a—c Becherzellen aus Längsschnitten durch eine Bartel von Cobitis fossilis. b geschlossene, befusste, a, c geöffnete, befusste Formen. Härtung in $^1/_4$ $^0/_0$iger Chromsäure, Tinction mit salpetersaurem Rosanilin. a $\frac{1025}{1}$; b, c $\frac{600}{1}$.

Fig. 15 a geöffnete, unbefusste, b gestielte, geöffnete Becherzelle aus einem Querschnitte durch eine Bartel von Cobitis fossilis. Härtung in $^1/_4$ $^0/_0$iger Chromsäure, Tinction mit salpetersaurem Rosanilin $\frac{600}{1}$.

Fig. 16 a—d Becherzellen aus einem Querschnitte durch das Cloakenepithel von Squatina vulgaris, a—c geschlossene, unbefusste, d geöffnete, unbefusste Form. Härtung in Müller'scher Flüssigkeit, Tinction mit salpetersaurem Rosanilin $\frac{600}{1}$.

Fig. 17 Blasenepithel von Bombinator igneus, frisch $\frac{600}{1}$.

Fig. 18 a, b Becherzellen aus dem Cloakenepithel von Squatina vulgaris, frisch. a in der Profilansicht, b von unten $\frac{1025}{1}$.

Fig. 19 a—d Becherzellen aus dem Cloakenepithel von Squatina vulgaris. a geschlossene, befusste, b, d geöffnete, unbefusste Formen, d optischer Querschnitt durch eine Becherzelle. Aus 0,5 $^0/_0$iger Osmiumsäure $\frac{1025}{1}$.

Tafel XXVIII.

Fig. 1 a—p Becherzellen aus einem Querschnitte durch die Oberlippe von Cobitis fossilis. b, f, g, i, l, m geschlossene, befusste, a, c, d, e, h, k geöffnete, befusste, n, o, p unbefusste Becherzellen, wovon o, p geöffnet. Härtung in $^1/_4$ $^0/_0$iger Chromsäure, Tinction mit Bismarckbraun nach Weigert. a, b, c, d, l, m, n $\frac{1025}{1}$, e, f, g, h, i, k $\frac{600}{1}$.

Fig. 2 a—m Becherzellen aus einem Querschnitte durch das Cloakenepithel von Squatina vulgaris. a—g geschlossene, h—m geöffnete, ungestielte Becherzellen. Härtung in Müller'scher Flüssigkeit, Tinction mit Bismarckbraun nach Weigert. a, b $\frac{1025}{1}$, c—m $\frac{600}{1}$.

Fig. 3 a—e Becherzellen aus einem Querschnitte durch das Cloakenepithel von Raja miraletus. a—c geschlossene, ungestielte, d geöffnete, ungestielte, e geschlossene, gestielte Becherzelle. Härtung in $^1/_4$ $^0/_0$iger Chromsäure, Tinction mit Bismarckbraun nach Weigert $\frac{600}{1}$.


Digitized by Google

Fig. 4 a—c Becherzellen aus einem Querschnitte durch die Oberhaut von Torpedo marmorata. a geschlossene, b, c geöffnete Becherzellen, wovon beide im Stadium des Ausstossens (Unterganges) begriffen. In a und b bemerkt man Vacuolen. Härtung in $^1/_4$%iger Chromsäure, Tinction mit Bismarckbraun nach Weigert $\frac{600}{1}$.

Fig. 5 Becherzellen aus einem Querschnitte durch den Dünndarm einer jungen Katze. Härtung in Müller'scher Flüssigkeit, Tinction mit Bismarckbraun nach Weigert. a geöffnete Form von oben, b geschlossene Becherzelle in der Profilansicht, c, d geöffnete Formen, wovon c befusst $\frac{600}{1}$.

Tafel XXIX.

Fig. 1 a—e einzellige Drüsen aus Querschnitten durch den Fuss von Tethys fimbriata. a geschlossen, b—e geöffnet. Aus einem Alkoholpräparate, Tinction mit Bismarckbraun nach Weigert $\frac{600}{1}$.

Fig. 2 a—g Becherzellen aus einem Querschnitte durch das Cloakenepithel von Raja miraletus. a, b, c, e, f, g geschlossene, ungestielte Becherzellen, d geschlossene, gestielte Form. Härtung in Müller'scher Flüssigkeit, Doppeltinction mit Bismarckbraun-Methylgrün. a—g $\frac{600}{1}$.

Fig. 3 a, b Becherzellen aus einem Querschnitte durch das Cloakenepithel von Torpedo marmorata. a geöffnete, unbefusste, b geschlossene, unbefusste Form. Härtung in Müller'scher Flüssigkeit, Doppeltinction mit Bismarckbraun-Methylgrün $\frac{600}{1}$.

Fig. 4 a—c Querschnitte aus den Gaumendrüsen des Kaninchens. Härtung in Müller'scher Flüssigkeit, Doppeltinction mit Bismarckbraun-Methylgrün $\frac{600}{1}$.

Fig. 5 a, b geschlossene Becherzellen aus einem Querschnitte durch die Oberhaut von Torpedo marmorata. Härtung in $^1/_4$%iger Chromsäure, Tinction mit Anilingrün $\frac{600}{1}$.

Fig. 6 a, b Becherzellen aus einem Querschnitte durch das Cloakenepithel von Torpedo marmorata. a geschlossene, b geöffnete, unbefusste Form. Härtung in Müller'scher Flüssigkeit, Doppeltinction mit Methylgrün-salpetersaurem Rosanilin $\frac{600}{1}$.

Fig. 7 a—d Drüsenzellen aus den Gaumendrüsen des Kaninchens. Aus Müller'scher Flüssigkeit $\frac{600}{1}$.

Digitized by Google

Fig. 8 a—c Becherzellen aus einem Querschnitte durch die Oberhaut von Torpedo marmorata. a, b geschlossene, c geöffnete, unbefusste Formen. Härtung in $^1/_4$%iger Chromsäure, Tinction mit dem verdünnten Renaut'schen Haematoxylin-Glycerin $\frac{600}{1}$.

Fig. 9 a—d Becherzellen aus einem Querschnitte durch die Oberhaut von Torpedo marmorata. a, b geschlossene, c, d geöffnete, unbefusste Formen. Härtung in $^1/_4$%iger Chromsäure, Tinction mit Bismarckbraun nach Weigert $\frac{600}{1}$.

Fig. 10 Cloakenepithel von Raja marginata, frisch. Bei mittlerer Einstellung auf die Becherzellen gezeichnet, um das Gerüstwerk derselben zu sehen $\frac{1025}{1}$.

Fig. 11 Epithel der Oberlippe von Cobitis fossilis, frisch $\frac{600}{1}$.

Fig. 12 Cloakenepithel von Squatina vulgaris, frisch $\frac{600}{1}$.

Tafel XXX.

Fig. 1 a, b Becherzellen aus einem Querschnitte durch die Oberhaut von Cobitis fossilis. a geschlossene, b geöffnete, unbefusste Form. Härtung in $^1/_4$%iger Chromsäure, Tinction mit salpetersaurem Rosanilin $\frac{600}{1}$.

Fig. 2 a, b Becherzellen aus einem Querschnitte durch die Conjunctiva palpebrarum des Menschen. a geschlossene, b geöffnete, unbefusste Form. Härtung in Müller'scher Flüssigkeit, Doppeltinction mit Haematoxylin-Glycerin-Eosin $\frac{600}{1}$.

Fig. 3 Aus einer Becherzelle aus einem Querschnitte durch die Oberhaut von Torpedo marmorata, um den Ansatz eines Stranges der Filarmasse an den Kern zu zeigen. Härtung in $^1/_4$%iger Chromsäure, Tinction mit salpetersaurem Rosanilin $\frac{600}{1}$.

Fig. 4 a—e Becherzellen aus einem Querschnitte durch die Oberlippe von Cobitis fossilis. a, b, c geschlossene, d, e geöffnete, befusste Formen. Härtung in $^1/_4$%iger Chromsäure, Doppeltinction mit Renaut'schem Haematoxylin-Glycerin-Eosin $\frac{600}{1}$.

Fig. 5 a—c Leydig'sche Zellen; a und b aus Flächenansichten, c aus einem Querschnitte des Schwanzes von Tritonlarven. Härtung in $^1/_4$%iger Chromsäure, Tinction mit alkoh. Saffranin $\frac{600}{1}$.

Digitized by Google

Fig. 6 a—g Becherzellen aus Querschnitten durch die Oberlippe von Cobitis fossilis. b, g unbefusste Formen, wovon b geöffnet; a, d, e, f geöffnete, befusste Formen, c geöffnete, gestielte Form. Härtung in $^1/_4$ $^0/_0$iger Chromsäure, Tinction mit dem verdünnten Renaut'schen Haematoxylin-Glycerin $\frac{600}{1}$.

Fig. 7 Flächenansicht des Dünndarmepitheles von Falco tinnunculus. Aus Müller'scher Flüssigkeit $\frac{600}{1}$.

Fig. 8 Becherzellen aus dem Dünndarmepithel von Falco tinnunculus. a, b befusste, c—e gestielte Formen, wovon a und c—e geöffnet. Aus Müller'scher Flüssigkeit $\frac{600}{1}$.

Fig. 9 a—c Becherzellen aus dem Trachealepithel von Emys caspica. a und b befusste, c gestielte Form; sämmtlich geöffnet. Aus Müller'scher Flüssigkeit $\frac{600}{1}$.

Fig. 10 a—e Becherzellen aus dem Cloakenepithele von Scyllium canicula. a unbefusste, b—e gestielte Formen. Aus Müller'scher Flüssigkeit. (Die innere Structur wurde nicht gezeichnet) $\frac{600}{1}$.

Fig. 11 Becherzellen aus dem Dünndarm einer jungen Katze. a unbefusste, b gestielte Form. Aus Müller'scher Flüssigkeit $\frac{600}{1}$.

Fig. 12 a—c Becherzellen aus der Oberhaut des Schwanzes von 18 mm langen Forellenembryonen. a, b, c Flächenansichten von lebenden Objecten, d aus einem Querschnitte, gehärtet in absol. Alkohol, Tinction mit Bismarckbraun nach Weigert $\frac{600}{1}$.

Fig. 13 Becherzelle aus dem Cloakenepithele von Raja marginata. Nach 6stündiger Behandlung mit 1 $^0/_0$iger Osmiumsäure in verdünntem Glycerin isolirt $\frac{1025}{1}$.

Fig. 14 a—c Becherzellen aus dem Epithel der Oberlippe von Cobitis fossilis. Sämmtlich befusste Formen; b stellt nur den unteren (Fuss)theil einer Becherzelle vor. Aus 0,5 $^0/_0$iger Osmiumsäure $\frac{1025}{1}$.

Digitized by Google

Beiträge zur Kenntniss der Sinnesorgane der Spinnen.

Von

Dr. **Ph. Bertkau** in Bonn.

Hierzu Taf. XXXI—XXXII.

I. Die Augen der Spinnen.

Die Augen der Spinnen sind in den letzten Jahren von verschiedenen Forschern untersucht worden, nachdem 20 Jahre lang die nicht hoch genug anzuschlagenden Mittheilungen Leydig's über die Augen der Spinnen (Zum feineren Bau der Arthropoden, Müller's Archiv S. 432 ff., Taf. XXVI Fig. 20 ff., XXVII Fig. 40) das Mass unserer dermaligen Kenntnisse erschöpften. Von den neueren Untersuchungen sind in erster Linie Grenacher's grundlegende Mittheilungen in seinem grossen Werke: Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden zu nennen, in welchem S. 40—57, Fig. 15—28 der Darstellung von Augen von Arachniden gewidmet ist; dann desselben Rechtfertigung den vermeintlichen Berichtigungen Graber's gegenüber (Ueber die Augen einiger Myriapoden, dieses Archiv XVIII S. 419 ff.); ferner Graber (Ueber das unicorneale Tracheaten-Auge, dieses Archiv XVII S. 58 ff.); Schimkewitsch (Étude sur l'anatomie de l'Epeire; Ann. d. Sci. natur., Zoolog., (6. Sér.) T. XVII Art. No. 1); Locy (Observations on the development of Agelena naevia; Bull. Mus. Comp. Zool. XII No. 3). Unserem speziellen Gegenstand etwas ferner stehen Ray Lankester's und Bourne's Untersuchungen über die Augen von Skorpionen und des Limulus (Quart. Journ. Microsc. Sci. 89 S. 177 ff.) und Lowne's gelegentliche Aeusserungen über das Auge von Epiblemum scenicum (Transact. Linn. Soc. London (2. S.) Vol. II S. 404).

Meine eigenen lange Zeit hindurch fortgesetzten Untersuchungen habe ich auf eine grosse Zahl einheimischer Gattungen

Digitized by Google

ausgedehnt, die auf den folgenden Blättern in ausführlicher Weise nur zum kleineren Theile zur Sprache kommen werden. Um das Hauptresultat hier schon hervorzuheben, so kann ich sagen, dass ich durchweg Grenacher's Angaben bestätigen kann. Dies gilt vor allen Dingen in der Frage des Retinaelementes, dem Graber und theilweise auch Schimkewitsch eine Zusammensetzung aus 2 oder 3 Zellen, wenigstens den Besitz von 2—3 Kernen, zusprechen wollten. Ferner hinsichtlich des Dimorphismus, über den ich die genauere Mittheilung machen kann, dass die Stirnaugen stets die Stäbchen in unmittelbarem Anschluss an den Glaskörper, die Kerne am entgegengesetzten Zellenende tragen; bei ihnen allein fand ich Muskeln und vermisste sie hier nie; ferner fand ich bei diesen Augen nie ein Tapetum lucidum. Die drei übrigen Augenpaare, wenn auch bei derselben Art in untergeordneten Einzelheiten von einander verschieden, stimmen in dem Mangel der Muskulatur, in der scheinbar anderen Lage des Kerns zum Stäbchen und in den allermeisten Fällen auch in dem Besitz eines Tapetum mit einander überein. Graber hat für die Augen ersterer Gattung die Benennung „Augen mit postbacillärem Kern", und für die letzteren „Augen mit präbacillärem Kern" vorgeschlagen; aus später zu erörternden Gründen halte ich diese Bezeichnung für irreführend und schlage statt derselben Hauptaugen und Nebenaugen vor.

In einem wesentlichen Punkte indess bin ich anderer Ansicht wie Grenacher, nämlich in der Frage nach der Verbindung der Nervenfaser mit der Retinazelle in den Nebenaugen und der Lage des Kerns. Während Grenacher das Stäbchen in die Mitte zwischen Nervenfaser und Kern verlegt und letzteren an das Ende des Retinaelementes, ist nach meiner Anschauung die Nachbarschaft des Kernes die Stelle, an der die Nervenfaser, bezw. die Nervenröhre mit der Retinazelle in Verbindung tritt und das Stäbchen nimmt überall das Ende ein. — Ueber das Tapetum hatte Grenacher keine Mittheilungen gemacht; ich denke, dass meine genauen Angaben selbst nach den ausführlichen Daten Leydig's (a. a. O. S. 439 f.) nicht überflüssig sein werden.

Meine Untersuchungsmethoden sind die jetzt überhaupt gebräuchlichen, und die Vortheile, die einzelne derselben bieten, sind im Text angegeben. Zur Beseitigung des Pigmentes habe ich mich zuletzt nur der Salpetersäure bedient, nachdem ich mich

Digitized by Google

überzeugt hatte, dass diese weit weniger als die von anderen angewandten Mittel (namentlich Kalilauge) das übrige Gewebe verändere. Hier möchte ich aber besonders hervorheben, dass man dieselbe in möglichster Verdünnung, deren Grad man ausprobieren muss, anwende und durch reines Glycerin etc. ersetze, nachdem man mit ihr den gewünschten Erfolg der Entfärbung erreicht hat. Man erhält dann leicht Schnitte, welche sich zum genaueren Studium der Retina noch eignen und auch das Tapetum noch ganz unversehrt enthalten.

Eine Bemerkung über die zur Untersuchung geeignetste Zeit dürfte auch nicht überflüssig sein. Da die meisten unserer Spinnenarten, namentlich die grösseren, zu ihrer Entwicklung mindestens zwei Jahre bedürfen[1]), so kann man sich auch im Winter leicht Exemplare verschiedener Altersstufen verschaffen, wenn man nur genügende Kenntniss ihrer Lebensweise und ihrer Schlupfwinkel hat. Dennoch empfiehlt sich die Untersuchung solcher winterlicher Exemplare nicht, da bei ihnen sich die zarten Gewebe in einem Zustande befinden, der ihre Erkenntniss fast unmöglich macht. — Ein Hinderniss bei Anfertigung feiner Schnitte ist die Linse, und man könnte glauben, diesem Hinderniss dadurch aus dem Wege zu gehen, dass man der Häutung nahe stehende Exemplare (bei denen man die alte Haut schon abheben kann) oder frisch gehäutete verwendet. Aber auch hier ist der Zustand der Gewebe in ähnlicher Weise verändert. Auch die geschlechtsreifen Männchen sowie die Weibchen nach dem Eierlegen eignen sich weniger zur Untersuchung als die lebenskräftigen Exemplare. Endlich zeigen sich auch gar nicht selten individuelle Verschiedenheiten, so dass man erst nach Untersuchung mehrerer Exemplare ein Urtheil darüber haben kann, was normal und was aussergewöhnlich ist.

Die nachfolgenden Mittheilungen zerfallen in einen allgemeinen und einen speziellen Theil. Der letztere enthält die detaillirte Beschreibung von Augen solcher Gattungen, die als Vertreter einer grösseren (nicht systematischen) Gruppe mit Rücksicht ihrer Augenbildung gelten können; einige kurze Schlussbemerkungen berühren Fragen von allgemeinerem Interesse.

---

1) S. Zoolog. Anzeig. 1885. S. 462.

Digitized by Google

I. Allgemeiner Theil.

Zur allgemeinen Orientirung mag vorausgeschickt sein, dass die hinter der Cornealinse befindlichen Weichtheile des Auges (Augenbulbus; Ommateum Ray-Lankester's und Bourne's) von einer bindegewebigen Hüllhaut (Sklerotika Graber's) umschlossen werden, welche nichts anderes als die an der Innenfläche der Hypodermis entwickelte Basalmembran ist, welche sich überhaupt auf die mit der Haut in Verbindung tretenden Organe (Hautdrüsen, Muskeln, Nerven) fortsetzt. Dieselbe entwickelt eine das Auge quer durchsetzende Lage, die präretinale Lamelle Graber's, durch welche der Augenbulbus in zwei Kammern getheilt wird, deren vordere die als direkte Fortsetzung der Hypodermisschicht erscheinenden Pigment- und Glaskörperzellen enthält, während die hintere von der Retina eingenommen wird.

1. Die Linse.

Die äussere Umgrenzung der Linse ist entweder kreisförmig oder elliptisch; bei den Hauptaugen hat sie immer die erstere Gestalt, wogegen die Nebenaugen sehr häufig einen elliptischen Umriss aufweisen. Die Aussenfläche ist stets konvex gewölbt, kugelig bei den Augen mit kreisförmigem Umriss, während bei den elliptischen Augen die Wölbung nach den verschiedenen Richtungen verschieden und in zwei auf einander senkrechten Richtungen ein Maximum und Minimum ist. Die Innenfläche ist ebenfalls gewöhnlich konvex und zwar meist in stärkerem Grade als die Aussenfläche, so dass sie einer Kugel von kleinerem Radius angehört als jene und macht von dieser Kugel ein grösseres Stück als die Hälfte aus. Eine Folge hiervon ist, dass an der Innenseite im Umkreis der Linse ein rinnenförmiger Raum entsteht, der wesentlich von den Pigmentzellen ausgefüllt ist. Bei den elliptischen Linsen ist die Innenfläche manchmal schwächer gewölbt als die Aussenfläche; sie kann sogar plan oder konkav sein. Letzteres kommt z. B. an den Scheitelaugen einiger Drassiden vor und ist am stärksten bei Pythonissa nocturna entwickelt, wo die Linse kaum noch im Stande ist, ein Bildchen zu entwerfen.

Wie die Cornealinse ein Theil der allgemeinen Körpercuticula

Digitized by Google

ist, so nimmt sie auch an den meisten Eigenschaften derselben Theil. Zu diesen Eigenschaften gehört zunächst die Schichtung in zahlreiche Lamellen von verschiedener Dichtigkeit und verschiedener Lichtbrechung. An der Linse sind diese Lamellen fast eben so deutlich wie an der allgemeinen Cuticula wahrzunehmen, aber weit zahlreicher. Ganz besonders macht sich unter allen Umständen eine äussere Lage, die in sich aber wiederum geschichtet sein kann, bemerkbar. Dieselbe ist eine direkte Fortsetzung der pigmentirten äussersten Lage der Cuticula. Während nämlich die inneren Schichten der letzteren ungefärbt, weiss sind, ist eine äussere von gewöhnlich geringer Dicke diffus pigmentirt, und diese Färbung bedingt in allen den Fällen die Färbung des Körpers, wo nicht die Hypodermis oder noch tiefer gelegene Gewebe starkes Pigment enthalten, das durch die Cuticula hindurchscheint und die schwache Färbung der letzteren zum Verschwinden bringt. Bei den meisten Augen ist nun der jener pigmentierten Lage der Körpercuticula entsprechende Theil der Linse ungefärbt oder so schwach gefärbt, dass die Linse farblos erscheint; bei den Attiden dagegen ist das Pigment (gewöhnlich metallisch grün oder kupferroth) auch in der Linse erhalten, und hier gewöhnlich sogar stärker als in der benachbarten Körpercuticula, bis auf einen kleinen Kreis in der Mitte der Linse; daher rührt der lebhafte, schöne Metallglanz, der namentlich die Stirnaugen dieser Arten auszeichnet.

Ausser einer Zusammensetzung aus der Oberfläche parallelen Schichten weist die Cuticula auch eine solche aus senkrecht zur Oberfläche stehenden Lagen auf, so dass dadurch die ganze Cuticula in kleinere neben und über einander liegende Prismen zerlegt wird. Auch diese letztere Schichtung fehlt der Linse nicht, ist aber hier weit weniger deutlich als an der allgemeinen Körpercuticula. Graber, der sie namentlich an der Linse von Julus demonstrirt (a. a. O. S. 60, Taf. IV, Fig. 22), hält die dadurch entstehende Streifung für den Beweis von dem Vorhandensein von Porenkanälen, eine Anschauung, die nur bedingt richtig ist, wenn man nämlich dem Begriff der Porenkanäle die Ausdehnung giebt, die nach der vorhergehenden Auseinandersetzung nöthig wäre. Wahre Porenkanäle, wie sie in verschiedener Dicke die Körperhaut durchsetzen, fehlen indessen auch der Linse nicht. Schon Leydig (a. a. O. S. 434, Taf. XV, Fig. 22) hatte sie bei

Digitized by Google

Phalangium und einer Theraphoside angegeben, und an den Nebenaugen unseres Atypus lassen sie sich immer mit der grössten Leichtigkeit wahrnehmen. Sie verlaufen hier nicht so gestreckt wie gewöhnlich in der Cuticula und sind an den peripheren Theilen zahlreicher als in der Mitte, wo sie zuletzt ganz schwinden; es sind überhaupt nur die feineren Porenkanäle in der Linse vertreten. Immerhin ist aber in dem Vorkommen derselben eine unvollkommenere Differenzirung der Linse zu sehen, die auch wohl eine niedrigere Leistung bedingt.

In einigen Linsen kommt es zu einer noch komplizirteren Struktur, indem sich im Inneren ein sphärisch-begrenzter Körper deutlich aus der Umgebung abhebt, ohne dass ich mit Bestimmtheit sagen könnte, wodurch er zu Stande kommt (vgl. Fig. 1, das hintere Auge, oder Fig. 12, das vordere Auge). Es scheint, als ob in seiner Umgebung die weicheren Schichten eine noch weichere Beschaffenheit annähmen, während in diesem Körper selbst der Unterschied in der Dichtigkeit der Schichten geringer und alle Schichten dichter sind. Grenacher erwähnt dasselbe bei Epeira diademata (Sehorgan der Arthropoden S. 48, Taf. II, Fig. 18). Am auffälligsten ist diese Differenzirung bei Oecobius, wie ich früher angemerkt habe (Ueber das Cribellum und Calamistrum etc. in Troschel's Archiv, 43, S. 344). Die dort ausgesprochene Vermuthung, dass die erwähnte Eigenthümlichkeit vielleicht mit der bevorstehenden Häutung zusammenhänge, muss ich jetzt, wo ich zahlreiche Exemplare anderer Arten unmittelbar vor der Häutung untersucht habe, fallen lassen und andererseits Grenacher die Priorität der Entdeckung dieser Einrichtung zusprechen, die vielleicht im spezielleren Sinne die Bedeutung einer Sammellinse hat.

Im Leben ist die ganze Linse von Flüssigkeit, sagen wir Perilymphe, durchtränkt, die natürlich in den weicheren Schichten sich reichlicher ansammelt als in den dichteren. Durch die Behandlung mit Alkohol wird diese Flüssigkeit ausgezogen, und es kann dann zu Spalten und Sprüngen innerhalb der Linse kommen, die ich alle parallel der Oberfläche, nicht auch senkrecht dazu, gefunden habe, was auch begreiflich ist, da ja die erstere Schichtung viel deutlicher ausgeprägt ist als die letztere. Ein Verhältniss aber wie es Lowne (On the compound vision and the morphology of the eye in Insects, Transact. Linn. Soc. of London,

Digitized by Google

2. Ser., Vol. II, S. 404, Pl. 41, Fig. 34) von Epiblemum scenicum beschreibt und abbildet, habe ich nie gefunden, obwohl ich nicht nur die genannte Art, sondern auch andere Attiden zahlreich untersucht habe; ich vermuthe, dass hier die mittlere Portion des Schnittes auf irgend eine Weise verloren gegangen und auf diese Art der Schein einer „absolut hohlen“ Linse entstanden ist.

Es mag nicht überflüssig zu bemerken sein, dass die ganze Cornealinse bei der Häutung unverändert mit abgeworfen wird, die darunter angelegte neue Linse daher anfänglich eine concave anstatt einer convexen Oberfläche besitzt; erst allmählich, wenn auch in kurzer Zeit, erlangt sie ihre definitive Gestalt, Dicke und Festigkeit.

2. Glaskörper und Pigmentzellen.

Wie die Cornealinse eine differenzirte Stelle in der allgemeinen Körpercuticula ist, so sind die Pigment- und Glaskörperzellen eine Modification der Hypodermis. Die Hypodermis der Spinnen zeigt bei den verschiedenen Arten und an den verschiedenen Körperstellen eine verschiedene Beschaffenheit. Am häufigsten hat sie den Character eines Syncytium mit dicht gedrängten Kernen. An anderen Körperstellen ist sie von hohen schmalen Cylinderzellen gebildet, wieder an anderen von kugeligen oder polygonalen bläschenförmigen Zellen, und endlich kommt es auch zu einer unregelmässigen Uebereianderlagerung von 2 oder 3 Zellen. Wie nun aber auch in der Nachbarschaft der Linse die Hypodermis beschaffen sein mag, im Umkreis der Linse gehen die Hypodermiszellen in Pigmentzellen und unter der Linse in Glaskörperzellen über, und beide Zellenarten haben in den meisten Fällen einen stark ausgeprägten eigenen Charakter.

Die Pigmentzellen sind immer lang und schmal, die Zellwände schwach ausgebildet und das feinkörnige Plasma streifig angeordnet, so dass die Zelle fast den Eindruck einer Faser macht. Der Zellkern, klein und spindelförmig oder lang elliptisch, liegt gewöhnlich in der Mitte der Zelle, die im natürlichen Zustande mit einem (gewöhnlich dunkelbraunen) feinkörnigen Pigment so dicht erfüllt ist, dass von allen Einzelheiten in ihr absolut nichts zu sehen ist. Erst wenn das Pigment durch Reagentien

Digitized by Google

(Acid. nitr., Kalilauge u. s. w.) aufgelöst und entfernt ist, werden die angegebenen Verhältnisse sichtbar. Der von den Pigmentzellen gebildete Ring hat eine Dicke von mindestens 8—10 Zellen. In den Augen, bei denen die innere Wölbung der Linse die oben angeführte rinnenförmige Vertiefung hat, ist diese Rinne von Pigmentzellen ausgefüllt, so dass bei einer Flächenansicht des Auges, bevor das Pigment entfernt ist, die Linse kleiner zu sein scheint, als sie thatsächlich ist; auf diese Weise entsteht der bereits von Leydig (a. a. O. S. 439) erwähnte irisartige Gürtel (s. Fig. 7 und 8).

Der Glaskörper ist in sehr verschiedener Weise ausgebildet. In vielen Fällen — und nach meinen Erfahrungen in den Hauptaugen immer — stellen seine Zellen polygonale abgestutzte Pyramiden von beträchtlicher Höhe dar. Am vollkommensten ist dieser Typus bei den Thomisiden (Xysticus, Misumena, Diaea) ausgeprägt. Die Zellwände sind ungewöhnlich stark ausgebildet, und schon die älteren Anatomen heben die Aehnlichkeit dieses Gewebes (auf Querschnitten) mit pflanzlichem Zellgewebe, z. B. Markparenchym, hervor. Im lebenden Zustande ist der Inhalt dieser Zellen eine gelbliche, das Licht stark brechende Masse (Gallertkolben Leydig's), die durch Härten in Alkohol zu kleinen Kügelchen gerinnt, welche den Glaskörper bei auffallendem Lichte weiss, bei durchfallendem dunkel erscheinen lassen. Zusatz von Glycerin löst diese Kügelchen rasch auf, beim Beginn der Einwirkung erkennt man noch einen durch Verschmelzung der in der Auflösung begriffenen Kügelchen entstandenen gallertigen Kolben; sehr bald aber schwindet auch dieser, und die Zelle erscheint dann leer bis auf den am Grunde der Pyramide befindlichen stets sehr deutlichen Kern, der durch einige Fäden von Spongioplasma an der Zellwand befestigt ist (Fig. 10 A).

In den Fällen, wo der Glaskörper am vollkommensten und regelmässigsten ausgebildet ist, strahlen die Pyramidenzellen von der inneren Linsenfläche regelmässig nach den verschiedenen Richtungen aus und haben annähernd die gleiche Länge, so dass ihre gemeinsame Grundfläche eine mit der inneren Linsenfläche concentrische Kugelschale vorstellt, auf der die Pyramiden senkrecht stehen. In anderen Fällen, z. B. Lycosiden, z. Th. auch Attiden, schlagen die Zellen von einem Aequator der Linse aus entgegengesetzte Richtungen ein, wobei die dieser Linie zunächst

Digitized by Google

liegenden stark gebogen und in ihrem Endtheil der Retina fast parallel verlaufen; vgl. Fig. 7A und 8A.

Dies führt zu den Erscheinungen hinüber, wo der Glaskörper unsymmetrisch ausgebildet ist, indem seine Zellen, in diesem Falle immer sehr lang und schmal, fast faserartig, von einem excentrisch gelegenen Punkte der Linse aus, vorwiegend nach der einen Seite der Linse hin entwickelt sind und fast alle der Retina mehr oder weniger parallel verlaufen. Endlich ist nach Ausbildung der Linse thatsächlich ein Theil derselben frei von Glaskörperzellen, oder diese sind nur noch in ihren Kernen erhalten, wie es z. B. bei den Nebenaugen von Atypus, den Seitenaugen von Dysdera der Fall ist (Fig. 6, 12, 13, 15). Man erhält hier den Eindruck, als ob durch den gegen das Auge vordringenden Nerv der Glaskörper zur Seite gedrängt sei.

An den Seitenaugen der Skorpione fehlt nach Ray Lankester und Bourne (a. a. O. S. 182, Pl. X, Fig. 2, 4) der Glaskörper ganz, eine Angabe, die nach den bisherigen Erfahrungen einer erneuten Prüfung bedarf.

An den Hauptaugen von Atypus sind die Glaskörperzellen von den Pigmentzellen durch eine spaltförmige Unterbrechung geschieden; gewöhnlich gehen aber beide Zellenarten allmählich in einander über, wie denn auch echte Glaskörperzellen an ihrem Grunde Pigment enthalten können. Natürlich ist dies nur bei denen der Fall, die nicht auf der präretinalen Lamelle, sondern der seitlichen Hüllhaut enden, z. B. bei Lycosiden, auch Attiden (s. Fig. 8, 8A).

3. Retina.

Musste schon bei der bisherigen Besprechung der übrigen Augentheile hin und wieder eine Unterscheidung zwischen Haupt- und Nebenaugen gemacht werden, so ist eine solche bei der Schilderung der Retina unbedingt geboten; war es doch gerade die Retina, an der Grenacher den Dimorphismus der Augen entdeckte, und in der That ist ausser dem Umstand, dass das Retinaelement eine einfache Zelle ist, die einen Theil zu dem lichtempfindenden Organ umgewandelt hat, kaum ein weiterer Zug beiden Augen gemeinsam.

Hauptaugen. Bei diesen Augen tritt der Sehnerv selten in der Achse des Auges ein, gewöhnlich seitlich, so dass der

Digitized by Google

Augenbulbus an dem Nerv sitzt, wie etwa eine Eichelcupula an ihrem Stiel. Er löst sich innerhalb des Bulbus in mehrere Aeste auf, von denen einer, die ursprüngliche Richtung beibehaltend, quer durch die Retina, oft dicht unter der präretinalen Lamelle her geht und am entgegengesetzten Ende mit den Retinazellen in Verbindung tritt, während die übrigen Aeste nach verschiedenen Richtungen hin aus einander treten und sich ebenfalls mit Retinazellen verbinden. Die Art dieser Verbindung ist mir nicht gelungen mit Sicherheit nachzuweisen; nach zahlreichen Bildern indess, die ich namentlich an den grösseren Augen von Tarentula und Dolomedes erhielt, ist mir folgendes wahrscheinlich. Die Nervenfaser, welche bereits in dem Nerv. opt. gegen den Augenbulbus hin deutlich den Charakter einer Röhre angenommen hat, erweitert sich trichterförmig gegen die Retinazelle, und während die Wand der Röhre mit der Wand der Retinazelle verschmilzt, tritt auch eine Verschmelzung des netzartig angeordneten Plasmas beider Gebilde ein.

Die Nervenzellen sind lang, schlauchartig und senkrecht auf die Wand des Augenbulbus gestellt, so dass die im vorderen Theile desselben befindlichen der präretinalen Lamelle fast parallel streichen; diese sind aber natürlich auch weit kürzer, als die aus der Tiefe hervorragenden. Der grosse, kugelige Kern liegt stets in der Basis der Zelle, in unmittelbarer Nachbarschaft der Stelle, wo die Verbindung derselben mit der Nervenröhre stattgefunden hat, daher meistens der Innenwand des Augenbulbus genähert; an der Stelle, wo der Nerv ins Auge eintritt, finden sich nur ganz vereinzelte Kerne.

Die meisten der Retinazellen lassen nun an dem dem Kern entgegengesetzten, an den Glaskörper, resp. die präretinale Lamelle angrenzenden verjüngten Ende die sog. Stäbchen hervorgehen, die hier diesen Namen vielleicht nicht mit Recht führen. Es sind diese Stäbchen hier nämlich nichts anderes, als das umgewandelte wandständige Plasma des Endtheiles der Zelle selbst. Und zwar besteht die Umwandlung darin, dass das Plasma homogen, fester und stark lichtbrechend wird. Oft tritt diese Umwandlung im ganzen Umkreise der Schlauchzelle ein, und dann erscheint das „Stäbchen" somit als ein Röhrchen, in dessen innerem Hohlraum man immer unschwer einen Strang von gestricktem Plasma wahrnehmen kann, der mit dem Plasma der übrigen Zelle in Verbindung steht. In

Digitized by Google

anderen Fällen sind es einzelne Portionen des wandständigen Zellinhaltes, die die angegebene Umwandlung eingehen, und dann erscheinen sie eher als „Stäbchen", vgl. Fig. 6 C und 15 B, welche Querschnitte durch diese Region darstellen. In manchen Fällen erscheint auch die Zelle vor dem das „Stäbchen" tragenden Theil wie eingeschnürt; die bis dahin so sehr deutliche Zellwand wird undeutlich und das die Zelle füllende Spongioplasma wird feinkörnig, so dass es einige Schwierigkeit hat, die Zugehörigkeit des Stäbchens zu dem dahinter liegenden Theile zu erkennen; vgl. namentlich Fig. 6 A. Zwischen den einzelnen Retinazellen sieht man hier und da längliche, platte Kerne, ähnlich aber etwas grösser als diejenigen, welche auch in den N. opt. zwischen den einzelnen Nervenfasern, resp. -röhren sich finden. Bisweilen drängen sich dieselben hinter den Stäbchen, da, wo das Plasma der Zelle die feinkörnige Beschaffenheit hat, zusammen; sie gehören hier wahrscheinlich zu den Zellen, die das die Stäbchen an ihrer Basis einhüllende Pigment liefern; s. Fig. 6 A.

Bei Atypus ist die Hüllhaut des Augenbulbus an manchen Stellen von einem grosszelligen Epithel mit grossen Kernen, ähnlich den Kernen der Retinazellen, ausgekleidet, und zwischen diesen und den Retinazellen ein deutliches Netz von Bindegewebe mit kleinen platten Kernen entwickelt; s. Fig. 15 und 15 A.

Die zu den Hauptaugen tretenden N. optici bilden ein Chiasma, und zwar begibt sich der von der rechten Seite des Gehirns austretende Nerv über dem von der linken Seite entspringenden zu dem linken Auge; so fand ich es wenigstens bei Tarentula und anderen Lycosiden.

Nebenaugen. Eine weit grössere Mannigfaltigkeit als bei den Hauptaugen besteht im Bau der Retina der Nebenaugen. Als ein den Hauptaugen fehlender Theil[1]) sei zunächst das Tapetum besprochen.

Das Tapetum bildet eine den hinteren Theil des Augenbulbus quer durchsetzende zusammenhängende Schicht bei Micrommata und, wie es scheint, den Sparassiden überhaupt. In vielen, viel-

---

1) Wenigstens der echten Spinnen. Die beiden Augen der Opilionen, die nach Stellung und sonstigem Bau den Hauptaugen der Spinnen entsprechen, besitzen ein Aequivalent des Tapetums, wie schon Leydig wusste; a. a. O. S. 439.

Digitized by Google

leicht den meisten Fällen ist es in Gestalt zweier, gegen einander geneigter, an den Enden mit einander verbundener Flügel entwickelt, die zusammen einen länglichen trichterförmigen Raum umschliessen. An den schmalen Enden hängt das Tapetum mit der Hüllhaut des Bulbus zusammen, die Langseiten desselben stehen aber von ihm ab. Der Grund des Trichters ist entweder ein schmaler Spalt oder ist gegittert, indem schmale Tapetumbrücken von dem einen Flügel zu dem anderen reichen. Dies scheint die verbreitetste Form des Tapetum zu sein; sie findet sich bei Segestria, Epeira, Meta, Zilla, Tegenaria, Amaurobius, Drassus, Gnaphosa, und zwar am vollkommensten ausgebildet an den Scheitelaugen; s. Fig. 3A und 14.

Eine dritte Form zeigt das Tapetum bei den Lycosiden und Thomisiden (Dolomedes, Ocyale, Pirata, Tarentula, Trochosa, Arctosa, Lycosa, Xysticus, Misumena, Diaea). Man kann es sich hier aus dem deckenförmigen Tapetum der Micrommata entstanden denken dadurch, dass in regelmässigen Abständen parallele Spalten dasselbe durchbrochen haben, die an ihren Enden noch einen kleinen Rest übrig gelassen haben; die Breite der Spalten ist $^1/_5$—$^1/_8$ der Breite der Tapetumstreifen. Das ganze System der durch Spalten getrennten Tapetumstreifen erinnert ungemein an einen Ofenrost, nur dass die Spalten so viel schmäler sind. Bei den grösseren Augen der Lycosiden zeigt sich dabei noch folgendes (Fig. 8C, untere Hälfte): Die Spalten setzen sich von der Mitte ihrer Länge an mit einer Verschiebung um die halbe Breite eines Tapetumstreifens fort. Bei den Thomisiden habe ich dieses nicht bemerkt.

Nicht weniger verschieden als die gröberen Verhältnisse der Anordnung des Tapetum ist der feinere Bau derselben bei den verschiedenen Arten. Ueber seine Beschaffenheit bei Micrommata kann ich nur wenig aussagen, da mir nicht genügendes Material zu Gebote stand, um diesen für das eigentliche Ziel der Untersuchung immerhin nebensächlichen Punkt ins Klare zu setzen. Es schien mir hier denselben Charakter wie das rostförmige Tapetum zu haben, nur dass die Dicke und Widerstandsfähigkeit gegen auflösende Stoffe geringer ist. Das trichterförmige Tapetum ist deutlich faserig; die Fasern verlaufen im Allgemeinen in der Längsrichtung der beiden Tapetumflügel und enthalten lange spindelförmige Kerne, welche der unteren Fläche des hier be-

Digitized by Google

trächtlich verdickten Tapetum genähert oder ganz an dieselbe gerückt sind. Zwischen den Fasern und namentlich an der oberen Fläche liegen dann die später noch zu erwähnenden krystallinischen Partikelchen, welche wohl den Hauptantheil an dem Leuchten des Tapetum haben. — Bei den Lycosiden und Thomisiden endlich besteht das Tapetum aus einer nur schwach faserig erscheinenden, fast homogenen Grundmasse, die meist gelb gefärbt ist, und längliche Partikelchen verschiedener Gestalt enthält. Kerne liessen sich hier nur in den an die Hüllhaut unmittelbar angrenzenden Stellen auffinden. — Dieser Form nähert sich auch das trichterförmige Tapetum mancher Arten, namentlich von Epeira und Meta.

Bei auffallendem Lichte leuchtet das Tapetum gewöhnlich mit silberfarbenem oder violett bläulichem Schimmer, und zwar scheint diese Fähigkeit auf die vordere (dem Lichte zugewendete) Fläche beschränkt oder hier wenigstens am stärksten entwickelt zu sein; die Reagentien, welche überhaupt das Tapetum zerstören, greifen umgekehrt diese leuchtende Schicht am ehesten an.

Untersucht man zerzupftes Tapetum frisch im Blut des Thieres, oder in Serum etc., so findet man zahlreiche Kryställchen von kaum messbarer Grösse und zweierlei Gestalt. Die einen sehen kahnförmig oder quadratisch octaedrisch aus, die anderen scheinen rectanguläre Säulen zu sein (vgl. Fig. 8D), und diese Krystalle sind noch von einer staubartigen Masse umgeben. Sie befinden sich in beständiger Molekularbewegung, und bei verdunkeltem Gesichtsfeld sieht man bald hier, bald dort, Meteoren am dunkelen Himmel gleich, Punkte aufleuchten, verschwinden und wieder aufleuchten, je nachdem eine Fläche des Krystalls bei seiner Bewegung eine solche Lage einnimmt, dass das von ihr reflektirte Licht in das Auge des Beschauers fällt. Der Anblick eines solchen Präparates gehört mit zu den farbenprächtigsten Bildern, die das Mikroskop gewährt. Salpetersäure, Salzsäure und Kalilauge lösen das Tapetum auf, so dass zuletzt von ihm nichts mehr zurückbleibt, und dies mag auch der Grund sein, weshalb die neueren Beobachter fast nichts über dasselbe zu sagen wissen; aber die Widerstandsfähigkeit gegen die genannten Agentien sind bei den einzelnen Arten sehr verschieden. Am raschesten und vollständigsten wird dasselbe bei Micrommata zerstört, am längsten leistet es bei Amaurobius, Segestria, Epeira, überhaupt den Arten mit trichterförmigem

Digitized by Google

Tapetum Widerstand. Am frühesten wird, wie schon angeführt, die leuchtende Schicht angegriffen, und man kann durch geeignetes Sistiren der zerstörenden Wirkung Präparate erhalten, bei denen das Tapetum in seinen anatomischen Eigenthümlichkeiten noch erhalten ist, aber nicht mehr oder nur wenig leuchtet.

Zur weiteren Charakterisirung des Tapetum sei noch angeführt, dass es sich in kleineren und grösseren Portionen isoliren lässt. Bei Maceration des ganzen Auges in verdünnten Chromsalzlösungen oder in Osmiumsäure kann man den ganzen Trichter aus Augen der zweiten Gruppe oder lange Stücke der einzelnen Streifen eines rostförmigen Tapetums isoliren.

Das verschiedene Aussehen des Tapetum, namentlich der Umstand, dass in einigen Fällen Kerne in demselben nicht nachzuweisen sind, macht eine Deutung seiner Natur schwierig, und die wenigen Beobachter, die dasselbe überhaupt berücksichtigt haben, gehen dieser Frage aus dem Wege. Graber (a. a. O. Taf. VII, Fig. 27) zeichnet (bei Tegenaria) die krystalloiden Körperchen des Tapetum als in den Zellen des Glaskörpers und in den die „Achsenstäbe" umschliessenden Retinazellen eingeschlossen; alle meine Erfahrungen aber lehren die anatomische Unabhängigkeit des Tapetum sowohl von den Zellen des Glaskörpers als den Retinazellen[1]). Ueberhaupt habe ich die Krystalle des Tapetum bei meinen sehr ausgedehnten Untersuchungen nie in Zellen eingeschlossen gefunden, während dies bei den Wirbelthieraugen die Regel ist, obwohl auch hier sich die Zellgrenzen manchmal schwer nachweisen lassen. — Mir scheint es am meisten den bisherigen Kenntnissen zu entsprechen, wenn man die leuchtende Schicht des Tapetum als eine Art Sekret auffasst. Die dasselbe liefernde Zellen liegen bei Micrommata und den Arten mit trichterförmigem Tapetum unter (hinter) der leuchtenden Schicht und verrathen sich durch ihre Kerne; bei dem rostförmigen Tapetum sind auch die letzteren zu Grunde gegangen, oder man müsste andere Zellen (z. B. die der Hüllhaut oder Pigmentzellen) auch noch mit der Abscheidung des Tapetum betrauen.

---

1) Ich glaube, dass sich Graber in der Deutung des ihm vorliegenden Bildes geirrt und Retina- für Glaskörperzellen gehalten hat; an den Scheitelaugen der Tegenaria haben weder die Glaskörperzellen noch ihre Kerne bei der angegebenen Vergrösserung die Dimensionen, wie sie die Zeichnung zeigt.


Digitized by Google

Zwischen der präretinalen Lamelle und dem Tapetum, zu letzterem immer in engere Beziehung tretend, finden sich die „Stäbchen“, und auch bei diesen zeigt sich sowohl mit Rücksicht auf Anordnung als auf Beschaffenheit eine dreifache, der Ausbildung des Tapetum parallel gehende Verschiedenheit.

In den Augen von Micrommata stehen die Stäbchen dicht gedrängt neben einander und senkrecht auf dem Tapetum, ohne eine bestimmte Anordnung in Reihen erkennen zu lassen.

In den Augen mit trichterförmigem Tapetum senken sie sich von beiden Flügeln des Tapetum her bis in den Grund des Trichters, hier sowohl als auch an den Seitenwänden umbiegend, so dass die Gestalt der Stäbchen V-förmig ist. Ihre Zahl ist bei allen diesen Augen eine geringe; auch darin weichen sie von den übrigen ab, dass ihre Grösse in demselben Auge beträchtlichen Schwankungen unterworfen ist und dass sie nicht in Pigment eingehüllt sind, das in dem ganzen Tapetumtrichter fehlt.

In den übrigen Augen haben alle Stäbchen die gleiche Länge und sind von Pigmentscheiden umhüllt. Am charakteristischsten ist die Anordnung und Beschaffenheit der Stäbchen in den Augen der Lycosiden und Thomisiden. Hier sind sie alle von gleicher Länge und in zwei Reihen auf je einem Tapetumstreifen angeordnet. Der Abstand beider Reihen ist genau so gross wie der zweier benachbarter, die auf zwei Tapetumstreifen stehen, und bei einem Querschnitt durch die Stäbchenschicht sieht man daher äquidistante Parallelreihen von Stäbchen. Neben dieser durch die Aufreihung der Stäbchen auf den Tapetumstreifen bedingten, immer sehr deutlich ausgesprochenen parallelreihigen Anordnung kommt eine zweite in parallelen Linien weniger deutlich zum Ausdruck. Dieses zweite Liniensystem kreuzt das erstere etwa unter 70°, ist übrigens nicht gerade, sondern leicht S-förmig gebogen. Es ist anzunehmen, dass die gleiche Grösse und der gleiche Abstand im Zusammenhang mit der Gestalt des Querschnitts der Stäbchen diese zweite Anordnung bedingt.

Im frischen Zustande treten die Stäbchen nur wenig hervor und besitzen einen schwachgelben bis rosafarbenen Schimmer; nach Erhärten in Alkohol werden sie deutlicher und namentlich bei Lycosiden und Thomisiden hebt sich das nach dem Glaskörper gerichtete, aus dem Pigment hervorragende kuppelförmig abgerundete Ende durch seinen bläulichen Glanz deutlich ab; am klarsten

Digitized by Google

aber sind sie nach Behandlung mit Salpetersäure zu sehen, welche die übrigen zarteren Theile grösstentheils zerstört. — Eine Querstreifung, die auf eine Zusammensetzung aus einzelnen Scheibchen hindeutete, habe ich an ihnen nicht wahrgenommen, noch weniger einen Zerfall in Scheibchen; man bemerkt zwar häufig eine parallele feine Querstreifung an ihnen, überzeugt sich aber leicht, dass dieselbe ausserhalb der Stäbchen liegt und ununterbrochen über mehrere Stäbchen fortzieht, namentlich an den Augen mit trichterförmigem Tapetum.

Bei den letzteren Augen sind die Stäbchen nicht in Pigmentscheiben eingehüllt; ihre Gesammtheit füllt vielmehr als eine im natürlichen Zustand blassgelbe Masse den Tapetumtrichter aus. Bei Lycosiden und Thomisiden ist das Pigment immer sehr stark entwickelt, und zwar am dicksten in Längsstreifen zwischen zwei Stäbchenreihen, die zwei benachbarten Tapetumstreifen angehören, weniger breit zwischen zwei Reihen desselben Tapetumstreifens und am schwächsten zwischen zwei Stäbchen derselben Reihe, vgl. Fig. 8 C obere Hälfte. Dieses Pigment hüllt aber nur die Seitenwände der Stäbchen ein; das auf dem Tapetum stehende Ende ist frei von denselben und das entgegengesetzte Ende ragt noch etwas aus ihm hervor. Die Stäbchen sind auch in den Nebenaugen Differenzirungen des peripheren Theiles des Zellleibes, aber nicht einfach röhrenförmig, sondern in zwei Halbröhren[1]), innerhalb deren ein Plasmastrang vom Tapetum an verläuft, sich bis zum Kern und von da in die Nervenröhre fortsetzt.

Bei Micrommata liegen die Kerne der Retinazellen im Umkreis des Augenbulbus, theils vor, theils hinter dem Tapetum (s. Fig. 6, links) und sind mit ihren zugehörigen Stäbchen durch längere, vielfach verschlungene Röhren oder Schläuche verbunden. Bei den Augen mit trichterförmigem Tapetum liegen einige wenige in dem Trichter, in dem vorderen Theile desselben, die meisten befinden sich aussen, zwischen Tapetum und der Hüllhaut; vgl. Fig. 1 A, 2, 12 A, B, 14. Bei Lycosiden und Thomisiden liegen sie zwischen Stäbchen und Glaskörper, bei ersteren alle ohne Ausnahme, bei letzteren ist ein Theil an eine Seite der Retina, in gleicher Höhe mit dem Tapetum gedrängt.

1) Bei den Augen mit trichterförmigem Tapetum entwickelt eine Retinazelle vielleicht mehr als zwei Stäbchen.


Digitized by Google

Die Nervenfaser ist in allen mir bekannten Fällen röhrenförmig und erweitert sich innerhalb des Augenbulbus zu einem Schlauch. Im Inneren desselben findet sich ein feingestricktes (Spongio-)Plasma von rothem Schimmer und im zentralen Theile ein mehr homogenes von bläulichem Schimmer; letzteres ist wahrscheinlich der Achsenfaden Schimkewitsch's (a. a. O. S. 13). In dem oberflächlichen Theile ist körniges Pigment abgelagert, das je näher dem Tapetum um so dichter wird und unter demselben eine dicke Lage bildet. Auch rückwärts vom Augenbulbus setzt sich das Pigment in den Nervenscheiden bisweilen fort, am weitesten in den zu den hinteren Seitenaugen von Eresus führenden Nerven, die es fast bis zum Gehirn begleitet.

Nebenorgane der Augen.

Als Nebenorgane mögen hier die Blutgefässe und Muskeln der Augen eine kurze Erwähnung finden. In manchen Arten, z. B. Tarentula, Trochosa, gibt die Aorta um die grossen Augen ein Gefäss ab, das wiederum einen Ast quer durch den Augenbulbus und zwar dicht oberhalb der Stäbchen, senkrecht auf die Richtung der Tapetumstreifen ausschickt. Ein die Nebenaugen umgebendes ringförmiges Gefäss findet sich auch bei den Attiden, und dieses bildet nach der Stäbchenschicht hin zahlreiche Schleifen in fast regelmässigen Abständen, wie denn überhaupt das Gehirn der Attiden sehr gefässreich ist.

Muskeln habe ich nur bei den Hauptaugen beobachtet. Bei Atypus heften sich mehrere Muskelbündel mit dem einen Ende an die Stirn, mit dem anderen verbreiterten an die Hüllhaut; s. Fig. 15A. Ob hier auch, wie ich bei allen anderen Arten beobachtet habe, ein Muskel von dem Scheitel zum Auge geht, kann ich nicht sagen, halte es aber für wahrscheinlich, da die erste Nachricht über Muskeln des Spinnenauges von Brants nach Untersuchungen eines Verwandten des Atypus gemacht war und Muskeln angab, die von dem Zungenbein an das Auge treten sollten.

Am genauesten habe ich die Augenmuskeln bei Micrommata studirt. Hier sind vier Muskeln zu unterscheiden, die am Auge (an der Hüllhaut) mit breiter Anheftung, an der Körperwand spitz inseriren. Zwei dieser Muskeln verlaufen ungefähr in der Längsachse des Auges; das eine inserirt hinter dem Stirnauge, der

Digitized by Google

Mittellinie des Körpers mehr genähert, als das Stirnauge; das andere vor, resp. unter dem Stirnauge. Die beiden anderen Muskeln heften sich seitlich von dem Auge an die Rückenwand an; s. Fig. 4 A.

Die beiden ersten Muskeln habe ich bei allen Augen gefunden; ob die letzteren eben so verbreitet vorkommen, kann ich nicht sagen, da ich nicht besonders darauf geachtet habe. — Schimkewitsch (a. a. O. S. 14) behauptet das Vorhandensein eines Sphinkter bei Epeira, den ich nicht habe finden können.

II. Beschreibung einzelner Augen.

1. Micrommata virescens. Fig. 4—6.

Die 8 Augen dieser Art sind in zwei Querreihen angeordnet, von denen die erste von vorn, die zweite von oben betrachtet nahezu gerade erscheint, die aber in Folge der Krümmung des Vorderrands und der Wölbung des Cephalothorax gebogen sind, die erstere in einer Horizontal-, die letztere in einer Vertikalebene. Die Achsen dieser 8 Augen sind natürlich paarweise symmetrisch gerichtet; statt einer Beschreibung werden Fig. 4 B und 4 C eine Vorstellung der Richtung derselben geben, 4 B der Himmelsrichtung, 4 C der Neigung gegen die Horizontale. Es ergiebt sich hieraus, dass die Spinne in horizontaler Stellung mehr als den vor ihr liegenden Halbkreis beherrscht; weniger ausgedehnt ist ihr Gesichtsfeld in vertikaler Richtung. Die Augen, an Grösse wenig von einander verschieden, haben noch das Eigenthümliche, dass ihre Cornealinse von einem dichten Kranze weisser, leicht ausfallender Federhaare umgeben ist (s. Fig. 4).

Hauptaugen. Die Hauptaugen sind die kleinsten der 4 Augenpaare; ihre Linse ist aussen und innen regelmässig kugelförmig gewölbt; die Zellen des Glaskörpers, abgestutzt kegelförmig und von mässiger Länge, stehen sowohl auf der inneren Linsenfläche als der präretinalen Lamelle senkrecht. Die Zellen der Retina sind ungewöhnlich hoch, da der Augenbulbus sehr gestreckt erscheint, und lassen in der deutlichsten Weise den allmählichen Uebergang der Nervenröhre in die Zelle erkennen (s. Fig. 6 rechts). Der N. opt. tritt als ein einfaches Bündel in den Augenbulbus ein, theilt sich aber hier sofort in mehrere Aeste, von denen die Fig. 6

Digitized by Google

3 quer durchschnitten zeigt. Die Retinazellen tragen den grossen kugeligen Kern an ihrer Basis, die meisten in unmittelbarer Nachbarschaft der Hüllhaut, während in dem der Achse genäherten Theile nur wenige Kerne zu sehen sind. Der an den Glaskörper stossende Theil der Zelle bildet die sog. Stäbchen aus, die im Umkreise der Retina kürzer sind als nach der Mitte hin; die ersteren sind auch dem Glaskörper mehr parallel verlaufend als senkrecht auf dieselben gerichtet, was in der Fig. nicht recht zum Ausdruck gelangt ist. Bei dieser Art lassen sich die „Stäbchen" so recht deutlich als röhrenförmige Differenzierungen des Zellplasmas erkennen, die noch von einer zarten Haut umgeben sind und im Inneren unverändertes Plasma enthalten, das sich in das rückwärts befindliche Plasma fortsetzt. Unmittelbar hinter den Stäbchen ist auf eine Strecke, die etwa der Länge der Stäbchen gleich kommt, die Struktur der Zelle eine von der übrigen ganz abweichende: die Zellwand und damit auch die Grenze der einzelnen Zellen gegeneiander werden undeutlich; das Plasma, das bis dahin deutlich als ein Gerüst feiner Fädchen sich darstellte, erscheint als kleine Kügelchen und Tröpfchen; doch lässt sich immerhin eine schwach ausgeprägte streifige Anordnung dieser Partikelchen von dem unteren Theil der Zelle durch die in Rede stehende Zone hindurch bis in den Inhalt der Stäbchenröhren hinein verfolgen. Diese Zone enthält das dichteste Pigment, das sich auch zwischen die Stäbchen fortsetzt und hier den Raum zwischen ihnen und der zarten Haut ausfüllt. Nach Auflösung derselben bleiben unregelmässige, stark pigmentirte Körper zurück (Fig. 6 und 6 A), die vielleicht Zellkerne sind und zu besonderen Pigmentzellen gehören; in ihrem Aussehen weichen sie von unzweifelhaften Zellkernen nicht unbedeutend ab. — Die Muskulatur dieser Stirnaugen ist die oben beschriebene.

Nebenaugen. Die drei übrigen Augenpaare sind von den Stirnaugen wesentlich verschieden, unter einander aber so ziemlich gleich; ich beschreibe zunächst die vorderen Seitenaugen (Fig. 6 links, 6 C, D). Der Glaskörper bereits zeigt solche Unterschiede von den Stirnaugen, dass man daran sofort die beiden Augen mit Sicherheit erkennen kann. Seine Zellen sind länger und schmäler als an den Stirnaugen, und während sie hier von der inneren Linsenfläche radial ausstrahlen, sind sie an den Seitenaugen hauptsächlich nach aussen gerichtet.

Digitized by Google

Am auffallendsten ist aber der Unterschied beider Augen in der Retina. Bei einem Schnitt durch das Auge, wie ihn Fig. 6 darstellt, zieht sich quer durch den Bulbus ein breiter Streifen dichten, schwarzen Pigmentes, der an seinem Ende verschmälert flügelartig gegen den Glaskörper in die Höhe steigt und hier mit dem Pigment der Pigmentzellen und dem in der Hüllhaut abgelagerten verschmilzt; der Boden dieses von Pigment umgebenen muldenförmigen Raumes trägt die Stäbchen. Hat man durch vorsichtige Anwendung von Acid. nitr. dieses Pigment aufgelöst resp. entfernt, so erkennt man, wie an der Stelle, wo der breite Streifen Pigments sich befand, die Nervenröhren ihre Beschaffenheit im Vergleich zu dem dahinter liegenden Theil total verändert haben. Die bis dahin sehr deutlichen Wände der schlauchartigen Retinazellen enden nämlich ganz plötzlich wie abgeschnitten, und an der Stelle, wo sich das Pigment befand, liegt jetzt, in eine homogene Masse eingebettet, eine Menge kleiner Körnchen und Kügelchen, die eine bestimmte Anordnung nicht erkennen lassen; insoweit ist das Bild also noch ähnlich dem der Stirnaugen. Nach vorn zu endet die Körnchenschicht ebenfalls wie abgeschnitten, und hier schiebt sich zwischen sie und die weiter nach vorn liegenden Stäbchen als eine zusammenhängende, aber (im Vergleich zu anderen Arten) dünne und leicht vergängliche Decke das leuchtende Tapetum, das an den Rändern ebenfalls in die Höhe steigt, aber weit kürzer als das Pigment. Auf seiner Rückseite liegen, der Ebene des Tapetum parallel, lang-spindelförmige Kerne. Auf seiner Vorderseite stehen senkrecht die Stäbchen, die alle von gleicher Länge sind. Ihre vorderen Enden, von dem nun noch folgenden Theile der Zelle scharf abgesetzt, liegen daher in einer mit dem Tapetum parallelen Fläche, und man kann dadurch zu dem Glauben verleitet werden, als ob auch ihre Vorderenden, wie die Hinterenden vom Tapetum, von einer besonderen Schicht begrenzt wären, was aber nicht der Fall ist. — Weiter nach vorn setzen sich die Stäbchen in zartwandige Röhren fort, welche nach dem Umkreise der Retina ausstrahlen, aber nicht auf dem geradesten Wege, sondern in mehrfachem Sinne gebogen. Allmählich werden sie dicker und dickwandiger und umschliessen einen grossen Kern, der stets am Umkreis des Bulbus liegt, aber sowohl vor, wie weit hinter dem Tapetum, resp. der Stäbchenschicht. Der Kern liegt in deutlich gestricktes Plasma eingebettet, das sich auch

Digitized by Google

in der den Stäbchen entgegengesetzten Richtung noch eine kurze Strecke weit verfolgen lässt (vergl. Fig. 6 C und D).

Ueber die Natur der Stäbchen habe ich nicht zur vollen Klarheit kommen können, z. Th. vielleicht, weil mir nur Weibchen nach dem Eierlegen zur Verfügung standen, bei denen, wie ich in anderen Fällen erfahren habe, manche Einzelheiten sich nicht mehr erkennen lassen. Zunächst glaube ich aber mit Bestimmtheit behaupten zu können, dass die einzelnen Stäbchen von einander durch keine noch so feinen Pigmentscheiden getrennt sind, dass vielmehr alles Pigment hinter ihnen und dem Tapetum liegt. Ferner sind die Stäbchen auch hier Differenzirungen des wandständigen Inhaltes der Röhren, in die sie sich fortsetzen, und zwar ist die Umwandlung ganz unvermittelt, so dass sich das Stäbchen wie abgeschnitten von der Röhre absetzt. Zwischen den Röhren, die die Verbindung zwischen den Stäbchen und dem kernhaltigen Theile der Zellen herstellen, findet sich ein Netzwerk derber Fasern, durch dessen Maschen die Röhren hindurchtreten und zu denen vielleicht die Kerne gehören, die man in spärlicher Zahl auch zwischen den Stäbchen und dem Glaskörper bemerkt.

Soweit der thatsächliche Befund, dessen Schilderung einige Schwierigkeit macht; noch schwieriger wird es sein, sich nach der Beschreibung eine Vorstellung zu bilden; doch denke ich, dass es mit Hülfe der Figuren wohl gelingen wird.

Sehen wir nun zu, wie sich dieses Auge auf das Grenacher'sche Schema zurückführen lässt! Da (abgesehen von den unzweifelhaften Bindegewebskernen) andere als die grossen Kerne im Umkreis des Bulbus nicht auftreten, so scheint mir dadurch die von Graber angeregte Frage nach der Zwei- oder Dreizahl von Kernen in einem „Retinalschlauch" zu Gunsten der Grenacher'schen Ansicht entschieden und ebenso sicher zu sein, dass es eine einfache Sinneszelle ist, mit der die Nervenfaser in Verbindung tritt. Forscht man nun weiter nach den unter den Spinnenaugen unterschiedenen Kategorieen, so ist es unzweifelhaft, diese Augen nicht zu den von Graber als Augen mit postbazillärem Kern unterschiedenen gehören; ob man sie zu den mit präbazillärem Kern ausgerüsteten Augen rechnen kann, mag zweifelhaft bleiben, da hier der Kern nirgends unmittelbar vor, sondern seitlich von den Stäbchen, und zwar sowohl vor, wie hinter ihnen liegt. Von den Spinnenaugen, über die in der Literatur Angaben vorliegen, würden

Digitized by Google

mit Rücksicht auf die Lagerung der Kerne zu den Stäbchen die Nebenaugen der Attiden am ehesten einen Vergleich mit unseren Augen zulassen. Bei denselben ist nach Grenacher (a. a. O. S. 51) das Verhältniss kurz so: Die in den Bulbus eingetretene Nervenfaser schwillt ganz allmählich an, nimmt ein Stäbchenpaar auf und setzt sich dann in einen dünnen Plasmafaden fort, der nach dem Umkreis der Retina strebt und hier den Kern umschliesst; der Kern würde also das Ende der Zelle einnehmen, das Stäbchen zwischen Kern und dem nach dem Centralorgan laufenden Theil der Nervenfaser liegen.

Zunächst waren es nun die Verhältnisse bei anderen Augen, welche mir eine andere Auffassung nahe legten. Diese meine abweichende Ansicht besteht, kurz gesagt, darin, dass die Nervenfaser sich mit dem kernhaltigen Theil der Zelle in Verbindung setzt, sich dann in der Röhre fortsetzt, die an ihrem Ende das Stäbchen entwickelt; dieses nimmt also nach meiner Auffassung das Ende der Zelle ein und der Kern schiebt sich zwischen dieses und die Nervenfaser; die äusserste Nervenfaser rechts in Fig. 6 C versinnlicht den Verlauf, wie ich ihn mir vorstelle.

Bei der Besprechung der Gründe pro et contra ist nun zuvörderst daran zu erinneren, dass eine direkte Beobachtung weder für die eine noch für die andere Ansicht vorliegt (das Auge von Epeira, bei dem scheinbar eine solche Beobachtung gemacht ist, wird weiter unten besprochen werden). Gegen die Ansicht, dass die Nervenröhre das Stäbchen aufnehme, sich dann weiter fortsetze und dann mit dem Kern ende, spricht einmal der Umstand, dass eine Trennung der einzelnen Nervenröhren schon in ziemlicher Entfernung von den Stäbchen optisch nicht mehr existirt, ferner das Tapetum, das sich neben dem Pigment wie eine trennende Wand zwischen Stäbchen und Nervenröhre schiebt, endlich der Umstand, dass sich über den Kern hinaus noch die Zelle verfolgen lässt. Gegen meine Auffassung könnte man nur den Augenschein geltend machen. Es ist mir nie gelungen, direkt die von mir angenommene Art des Zusammenhanges zwischen Nervenröhre und Sinneszelle wahrzunehmen, und in so fern ist die Fig. 6 C halb schematisch. Ich möchte aber diesem negativen Ergebniss nicht allzuviel Gewicht beilegen. Aus Querschnitten ergiebt sich nämlich, dass gerade die peripheren Nervenröhren in einem fort die Ebene ihrer Krümmung ändern, so dass man nicht erwarten kann, auf feinen

Digitized by Google

Längsschnitten eine solche Faser auf eine längere Strecke zu Gesicht zu bekommen. Zupfpräparate nach Osmiumsäurebehandlung habe ich von Micrommata nicht gemacht und habe jetzt kein Material mehr, um diese Untersuchungsmethode, die ich bei Lycosiden mit gutem Erfolge angewendet habe, auch hier zu erproben.

Gewisse Befunde unterstützen aber auch in direkter Weise meine Ansicht. An Tangentialschnitten zeigt es sich nämlich, dass die Kerne in Zellen liegen, die sich nach beiden Seiten ihrer Längsrichtung hin eine beträchtliche Strecke fortsetzen. Ferner beobachtet man in manchen Fällen ausser dem zu dem Tapetum direkt strebenden Bündel von Fasern solche, welche die Richtung nach den Kernen einschlagen. Endlich ist bei meiner Auffassung der Unterschied zwischen den Hauptaugen und den Nebenaugen, soweit dabei die Retina in Betracht kommt, geringer als bei der Grenacher'schen, namentlich wenn man noch in Betracht zieht, dass auch bei jenen die peripheren Nevenzellen in ihrer Längsrichtung fast dem Glaskörper parallel streichen; eine Ansicht, welche keinen prinzipiellen Unterschied, sondern nur einen relativen zwischen den beiden gleichwerthigen Organen annimmt, verdient aber, meine ich, schon desshalb mehr Beachtung.

Eine bei Annahme meiner Anschauung sich sofort aufdrängende Frage muss ich unentschieden lassen, die Frage nämlich, ob die direkt zum Tapetum strebenden Fasern hier, um mich so auszudrücken, blind enden, oder ob sich von ihnen aus ein feiner Faden parallel dem Tapetum nach aussen zieht und sich hier mit dem Kern verbindet. Nachdem ich bei wiederholten sorgfältigen Prüfungen nie ein Bild erhalten habe, das auf die letztere Alternative hindeutet, entscheide ich mich für erstere, zumal da ja weit vor dem Tapetum zu den Kernen verlaufende Fasern zur Beobachtung gekommen sind; ich nehme also an, dass ein Theil der Nervenfasern (vorzüglich die zentralen) weder Stäbchen entwickeln noch Kerne enthalten; die mehr peripheren Fasern schwellen an, und zwar ziemlich plötzlich, nehmen den grossen Kern auf und setzen sich dann in die sich mehr verschmächtigende Röhre fort, welche vom Umkreise des Augenbulbus her zwischen Glaskörper und Tapetum verläuft und sich auf letzteres neigt, an ihrem Ende das „Stäbchen" tragend.

Ist diese meine Auffassung des Micrommataauges richtig, so stimmt die Retina desselben, abgesehen von untergeordneten

Digitized by Google

Punkten, in der vollkommensten Weise mit der des Pecten und Spondylus überein, namentlich wenn man dem Vergleich Hickson's Darstellung (Stud. Morphol. Laborat. Cambridge, II S. 8.) zu Grunde legt, der Hensen gegenüber das Vorhandensein eines Zellenepithels hinter dem Tapetum in Abrede stellt. — In einem Punkte liegen die Verhältnisse bei Pecten günstiger als bei Micrommata, insofern bei Pecten die blind endenden Nervenfasern ein von den die Stäbchen entwickelnden gesondertes Bündel bilden und daher der Zusammenhang der Nervenfaser mit dem Stäbchen und die intermediäre Lage des Kerns sicherer zu konstatiren ist.

Sollte man vielleicht meinen, dass ich die Beobachtungen nicht weit genug geführt und den Vermuthungen zu viel Raum gewährt habe, so verweise ich auf den Ausspruch, den Hensen bezüglich des Auges von Pecten gethan hat (Zeitschr. w. Zoolog. XV. S. 226): Es ist so wunderbar entfaltet und dabei doch so einfach, dass man an den Schnitten über jede Zelle, jeden Nerv glaubt Rechenschaft geben zu können; aber — wie viel Mühe wird erforderlich sein, bis man wirklich den ganzen Bau dieses Kubikmillimeters erfasst hat!

Die übrigen beiden Augenpaare bei Micrommata virescens sind im wesentlichen wie die vorderen Seitenaugen gebaut; an den hinteren Seitenaugen ist das Tapetum und die ganze Retina flacher, an den Scheitelaugen umgekehrt mehr napfartig vertieft. In den Retinazellen letzterer fand ich auch, bei einigen Exemplaren, grosse, das Licht stark brechende Kugel, welche wohl mit den von Graber aus dem Skorpionauge beschriebenen identisch sind (Phaosphäre Ray-Lankester's). — Die Augen der zweiten einheimischen mit virescens nahe verwandten Art, M. ornata, habe ich nicht untersucht; sie dürften wohl keine wesentlichen Unterschiede von M. virescens zeigen.

Es schien mir unter allen Umständen von Wichtigkeit, auf die Bedeutung der Augen von Micrommata hinzuweisen. Unter den einheimischen Vertretern der Familie ist diese Gattung für die Untersuchung am günstigsten, da Tibellus und Thanatus noch kleinere Augen haben. Erstere Gattung habe ich nicht untersucht; von letzterer habe ich mir Th. formicinus und gratiosus angesehen und, soweit eine oberflächliche Prüfung ein Urtheil gestattet, keinen erheblichen Unterschied von Micrommata gefunden. Dies giebt zu

Digitized by Google

der Hoffnung Berechtigung, dass die Augen der übrigen Sparassiden nach demselben Plane wie Micrommata gebaut sind, und ich möchte alle, die Gelegenheit haben, frisches oder gut konservirtes Material der riesigen tropischen Sparassiden zu untersuchen, dringend zu einem Studium der Augen einladen; bei diesen wird sich die Hauptfrage mit weit grösserer Leichtigkeit als bei Micrommata beantworten lassen.

2. Dolomedes limbatus und andere Lycosiden. Fig. 7—9.

Die kleinen Stirn- und vorderen Seitenaugen zeigen keine erheblichen Unterschiede von den Stirnaugen der Micrommata, resp. den hinteren Augen der Lycosiden. Nur ist bei den vorderen Seitenaugen die Anordnung der Tapetumstreifen und Stäbchen nicht so regelmässig wie bei den hinteren; auch sind die Stäbchen weit dicker, plumper als bei den hinteren Augen. Von den letzteren sind die Mittelaugen (Augen der 2. Reihe) die grössten und ihre schräg nach vorn und aussen gerichtete Sehachse ist für die Schnittführung die günstigste; die hinteren Augen sehen nach hinten und aussen; sonstige Unterschiede existiren zwischen beiden Augen nicht. Aus den angeführten Gründen mag es genügen, wenn ich die Augen der zweiten Reihe schildere.

Die Linse ist schön regelmässig rund, die innere Linsenfläche einer Kugel mit kleinerem Radius angehörig wie die äussere. Der Glaskörper zeigt keine so einfache regelmässige Anordnung seiner Elemente wie das Stirnauge von Micrommata, sondern eine symmetrische, wobei die Symmetrieebene eine durch die Augenachse gehende auf der Horizontalebene senkrecht stehende Ebene ist. Die sehr langen und schmalen Zellen des Glaskörpers, die nach aussen von dieser Ebene liegen, sind nach aussen, die nach innen liegenden nach innen gerichtet (s. Fig. 8, welche einen Transversalschnitt durch das rechte Auge darstellt). Die Kerne liegen wie gewöhnlich am Fusse der Zellen, der sich in den meisten Fällen an den Seitenwänden der Hüllhaut befindet, und nur im Umkreis der flach vertieften Retina auch auf dieser, so dass die im näheren Umkreise der Sehachse sich an die Linse anheftenden Zellen des Glaskörpers stark gebogen und in ihrem Endtheile der Retina fast parallel verlaufen. Ausser den eigentlichen Pigmentzellen im Umkreis der Linse enthält auch der

Digitized by Google

Fusstheil der an die Hüllhaut sich ansetzenden Zellen des Glaskörpers (grob-) körniges Pigment, das den Kern vollständig einhüllt; neben dem Kern finden sich im Fusstheil häufig glänzende Kugeln, die mit dem Kern nicht zu verwechseln sind.

Die von dem Glaskörper durch die hier sehr deutlich ausgebildete präretinale Lamelle geschiedene Retina zeigt, wie schon Grenacher hervorgehoben hat, beim ersten Anblick mehrere, scheinbar selbständige Schichten. Grenacher (a. a. O. S. 48) unterscheidet deren drei: Eine kernhaltige, an den Glaskörper stossende Schicht, die Stäbchenschicht und die den Grund des Augenbulbus ausfüllende längsstreifige, granulirte Schicht, und führt dieselben mit Recht auf eine gleichmässige Differenzirung innerhalb der die Retina bildenden Zellen zurück. Ausser den genannten drei Schichten lassen sich aber noch zwei weitere unterscheiden, und von diesen ist die eine sicherlich, die andere aber höchst wahrscheinlich, nicht auf eine innerhalb der Retinazellen zum Ausdruck kommende Differenzirung zurückzuführen, sondern selbständiger Natur. Die eine liegt hinter den Stäbchen (Tapetum), die andere vor denselben und besteht aus feinen Fasern. Von aussen nach innen fortschreitend würde man demnach folgende Schichten zu unterscheiden haben: kernhaltige, Faser-, Stäbchen-, Tapetum- und längsstreifige Schicht. Da das Tapetum für die Anordnung der Elemente in den übrigen Schichten massgebend ist, so beginne ich mit dem

Tapetum. — Die Tapetumschicht durchsetzt die Retina in ihrem vorderen Theil als eine mit der präretinalen Lamelle parallele Decke. Hat man (an Macerationspräparaten) die davorliegenden Theile entfernt, so lässt sie schon bei der Betrachtung von oben mit der Lupe auf einem silberfarbenen Grunde feine, parallele schwarze Streifen erkennen. Die mikroskopische Prüfung der nach verschiedenen Richtungen geführten Schnitte lehrt nun folgendes: Das Tapetum ist von einem System paralleler, quer gestellter Spalten durchbrochen, die am Rande einen nur schmalen Saum übrig lassen; diese Spalten gehen ferner nicht durch die ganze Breite ununterbrochen hindurch, sondern nur bis zur Mitte, so dass z. B. die Spalten der linken Augenhälfte sich rechts erst nach einer vertikalen Verschiebung um eine halbe Streifenbreite fortsetzen (vgl. Fig. 8 C, untere Hälfte). Auf einem Sagittalschnitt sind die Tapetumstreifen sämmtlich quer durchschnitten und durch

Digitized by Google

die schmalen Spalten getrennt (Fig. 9, vgl. Fig. 10 A), bei einem richtig geführten Transversalschnitt hingegen durchzieht ein Tatumstreifen die ganze Breite des Schnittes ununterbrochen oder nur in der Mitte eine geringe Unregelmässigkeit zeigend (Fig. 7 A; 8). Bei Dolomedes limbatus mass ich die Dicke des Tapetums zu 2,66 mm[1]), die Breite der Streifen 21, die der Spalten 4 mm. Es besteht aus einer feinkörnigen längsstreifigen Masse, in der krystallinische Elemente von oktaëdrischer und säulenförmiger Gestalt eingelagert sind (s. Fig. 8 D).

In dem allgemeinen Theile habe ich oben (S. 602) die Gründe angegeben, welche mich veranlassen, das Tapetum als eine selbständige Schicht anzusehen. Ob die „Faserschicht" ebenfalls eine solche ist, wage ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Sie liegt vor den Stäbchen und zeigt feine Fasern, deren Längsrichtung den Tapetumstreifen folgt; auf Sagittalschnitten ist sie daher undeutlicher. In der Mitte der Retina ist sie am dicksten; Kerne, welche unzweifelhaft auf diese Schicht bezogen werden müssten, habe ich nicht gefunden; doch können sehr ungezwungen längliche platte Kerne, welche dem Streichen der Fasern gleich gelagert sind, zu ihnen gezogen werden. Ich neige mich daher der Ansicht zu, dass wir es hier mit einer selbständigen Schicht von Bindegewebsfasern zu thun haben, und dass diese Fasern nicht als die verschlungenen Theile der Retinazellen selbst anzusehen sind (vgl. weiter unten).

Zwischen den genannten beiden Schichten liegen die

Stäbchen. Ein durch diese Schicht geführter Flächenschnitt zeigt ungefähr das Bild von Fig. 8 C, obere Hälfte. Man sieht hier langgezogene bandartige Streifen mit zugerundeten Enden, welche die halbe Breite der Retina einnehmen. Die einzelnen Streifen sind durch breite Pigmentstreifen getrennt und durch ihre Mitte verläuft der Länge nach ein schmäleres, aber immerhin noch breites Pigmentband; die Streifen der rechten und linken Hälfte sind um ihre halbe Breite gegen einander verschoben. Durch eine grosse Zahl quer gerichteter dünner Pigmentfäden sind sie in eine Menge abgerundet polygonaler Felder getheilt, deren jedes ein Stäbchenpaar umschliesst. Im frischen Zustande oder nach einfacher Alkoholbehandlung heben sich die Stäbchen wenig ab und

1) Ein mm = 0,001 Millimeter.

scheinen den ganzen vom Pigment freigelassenen Raum bis auf einen kleinen mittleren Fleck einzunehmen; Salpetersäuse veranlasst ein Zusammenziehen der Stäbchen, wodurch sie stärker lichtbrechend werden und einen bläulichen Glanz bekommen; sie sind dann viel leichter wahrzunehmen (Fig. 9 A). Bei vorsichtiger Anwendung des Lösungsmittels des Pigmentes erkennt man dann auch neben den zwei auf dem Querschnitt abgerundet viereckig oder nierenförmig gestalteten Stäbchen ein kleines Pünktchen, das regelmässig vor der Naht liegt, in der die beiden ein Paar bildenden Stäbchen zusammenstossen. Sie stellen den Querschnitt eines den Stäbchen parallel laufenden Fadens dar und zeigen gleichfalls eine sehr charakteristische Anordnung. Sie finden sich nämlich abwechselnd an derselben Seite einer Reihe von Stäbchenpaaren, so dass zwei auf einander folgende Längsreihen dieselben entweder an den einander zu- oder an den abgewandten Seiten erkennen lassen. Schrägschnitte lehren noch, dass sie in den Zwischenräumen zweier Stäbchenreihen liegen, welche den Tapetumspalten entsprechen. Ich lege auf diese Erscheinung, die ich zu oft beobachtet habe, als dass ich sie für zufällig halten könnte, aus später ausführlicher zu erörternden Gründen ein besonderes Gewicht.

Die Zahl der Stäbchenpaare auf einer Lycosidenretina ist immer eine sehr grosse; ich zählte deren bei einer kleinen Lycosa paludicola auf 30 Tapetumstreifen gegen 2500; der von der Retina eingenommene Flächenraum war in diesem Falle noch nicht 0,2 Quadratmillimeter, und der Abstand der Stäbchenpaare (vom Mittelpunkte derselben gemessen) von einander beträgt nach den beiden Hauptrichtungen 8 mm.

Die Kernschicht lässt grosse, Ganglienkernen ähnliche Kerne in einem Gewebe erkennen, das aus vorwiegend nach einer Richtung gestreckten, dabei unregelmässig durch einander gewundenen Zellen besteht, deren eines Ende schlauchartig verlängert ist und die Stäbchen umschliesst. An sehr feinen Schnitten erkennt man ganz deutlich, dass das andere Ende, polyedrisch gestaltet, bis zur präretinalen Lamelle reicht; hier sind die Zellwände bisweilen mit derselben Leichtigkeit wie an den Glaskörperzellen wahrzunehmen.

Die Kerne sind kugelig, mit sehr grossen granulirten Kernkörperchen, und von einer Hülle von Spongioplasma umkleidet, das sich immer als ein Faden nach den Stäbchen hin verfolgen

Digitized by Google

lässt; in der Nachbarschaft des Kerns, aber etwas näher nach der Stäbchenschicht, macht sich eine elliptische, scharf umschriebene Stelle bemerkbar, an der die Wand der Zelle wie durchbrochen erscheint; an dieser Stelle tritt nach meiner Anschauung die Nervenfaser mit der Retinazelle in Verbindung. — Mitten durch die Kernschicht verläuft, senkrecht zu den Tapetumstreifen, ein starkes Blutgefäss, das die benachbarten Retinazellen nöthigt, auszuweichen; ein Transversalschnitt zeigt daher eine symmetrische Anordnung derselben (s. Fig. 7 A und 8).

Innerste längsstreifige Schicht. Diese Schicht wird gebildet von den in den Augenbulbus eintretenden und hier schlauchförmig anschwellenden Fasern des N. opt. Wie man an etwas schräg geführten Querschnitten erkennt, ordnen sich diese Schläuche im weiteren Verlaufe regelmässig so, dass in reihenförmiger Anordnung auf einen Tapetumstreifen 2 Reihen von Fasern kommen (s. Fig. 7 B). Der Querschnitt der letzteren in der Nähe des Tapetum ist ein gleichschenkliges Dreieck, dessen Spitze mit spitzem Winkel nach dem Spalt zwischen zwei Tapetumstreifen gerichtet ist; die einander zugewendeten Spitzen sind in einander gekeilt; die Grundlinie nimmt stets die Mitte eines Tapetumstreifens ein.

Bei einem Sagittalschnitt (vgl. Fig. 10 A) treten in Folge der angegebenen Gestalt der Fasern die auf die Mittellinie eines Tapetumstreifens fallenden Grenzlinien zweier Fasern sehr deutlich hervor, während die in einander geschobenen verschmälerten Säume, welche in einen Spalt fallen, gewöhnlich eine trennende Grenze vermissen lassen. Es hat dann den Anschein, als ob eine Faser auf die Breite je zweier Hälften zweier benachbarten Tapetumstreifen käme und als ob diese von beiden Seiten her gleichmässig eingeschnürt sei, um verschmälert zwischen den Tapetumstreifen hindurchzutreten [1]) (vgl. Fig. 10 A); Querschnitte zeigen aber aufs evidenteste, dass sich die Sache in der von mir geschilderten Weise verhält.

Das Plasma dieses Theiles der Nervenfaser ist theils röthlich

---

1) Aus dieser falschen Ansicht entstand meine Angabe in den Sitzber. Niederrh. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde, 1885, S. 223, man müsste, wenn man an der Grenacher'schen Anschauung festhalte, annehmen, dass dieselbe Nervenfaser rechts und links jenseits des Tapetum ein Stäbchenpaar aufnehme.


Digitized by Google

schimmerndes Spongioplasma, theils bläulich oder grünlich glänzendes Hyaloplasma; letzteres nimmt mehr die Mitte des Schlauches ein und wendet sich erst gegen das Tapetum hin nach der einen Seite, um sich als dünner Faden hier fortzusetzen. In dem peripheren Theile ist körniges Pigment abgelagert, je näher dem Tapetum, um so dichter, so dass unmittelbar unter dem Tapetum ein dicker Streifen von dunkelem Pigment lagert. Auch der zwischen den Stäbchen in die Höhe steigende Theil der Faser hat in seinem Mantel dasselbe Pigment, das nur wenig weiter nach vorn reicht als das die Stäbchen einhüllende.

Ueber die Art und Weise, wie die Nervenfaser mit der Retinazelle in Verbindung tritt, glaube ich nach Osmiumsäure-Zupfpräparaten folgende Aufschlüsse erhalten zu haben (vgl. Fig. 8 B, die beiden Fig. rechts). Diese Zupfpräparate zeigten mir fast überall da, wo ich die kernhaltigen Theile der Retinazellen mit den Stäbchen im Zusammenhang erhielt — und dies war gewöhnlich der Fall —, unterhalb des Kernes eine elliptische Stelle, von der ein allmählich sich verschmälernder Faden nach unten lief; ich sehe diesen Faden als mit dem auf Sagittalschnitten als Fortsetzung der Nervenfaser zwischen den Stäbchen und auf Querschnitten als das Pünktchen vor der Naht zweier Stäbchen sichtbar werdenden Faden identisch an.

Die zu dem Auge gehörigen Nerven entspringen in mehreren getrennten Stämmen, die sich z. Th. noch weiter spalten, von der Vorderseite des Gehirns und unter den Nerven der Hauptaugen; ein Chiasma der Nerven scheint hier nicht vorzukommen. Die Zahl der in den Augenbulbus eintretenden Aeste ist sehr gross; ich zählte bei einer grossen Tarentula inquilina 16, und weiss nicht, ob ich sie alle berücksichtigt hatte.

Ich lasse hier noch einige Masse der Kerne der vorderen Mittelaugen und der grossen Augen der zweiten Reihe von Lycosa paludicola folgen:

Kerne der Glaskörperzellen in beiden Augen 5—6 mm

	Kerne	Kernkörperchen
Vorderes Mittelauge, Retinazellen	10—13 mm	6—7 mm
Auge der zweiten Reihe	8— 9 mm	5—6 mm

Versuche ich mir nun auf Grund der verschiedenen thatsächlichen Befunde eine Vorstellung über den Verlauf der Nervenfaser und ihren Zusammenhang mit der Retinazelle zu machen, so mag

Digitized by Google

diese durch die (schematische) Fig. 8 B links veranschaulicht werden. Die in den Augenbulbus eingetretene Nervenfaser erweitert sich kolbig, verschmälert sich dann plötzlich wieder und tritt als dünner Faden zwischen zwei Tapetumstreifen und den auf diesen aufgereihten Stäbchenpaaren hindurch. Jenseits der Stäbchen verbreitert sich die Faser wieder etwas, nimmt einen „gestrickten“ Bau an und vereinigt sich an einer scharf umschriebenen Stelle zwischen Kern und Stäbchen mit dem ebenso gebauten Plasma der Stäbchenzelle.

Ich glaube nicht nöthig zu haben, in ausführlicher Weise diese meine Anschauung zu rechtfertigen. Man hat eben nur die Wahl zwischen dieser und der folgenden. Unmittelbar vor dem Tapetum verbreitert sich die Nervenröhre ebenso plötzlich, wie sie sich dahinter eingeschnürt hatte, bildet das Stäbchenpaar aus und setzt sich dann in einen anfangs dünnen, dann keulig anschwellenden Schlauch fort, der den Kern umschliesst. — Abgesehen davon, dass man nie auch nur die kleinste Andeutung davon sehen kann, dass vor dem Tapetum die Nervenfaser sich auf die Stäbchen herumschlägt, würde diese Auffassung für den zwischen den Stäbchen verlaufenden Faden keine Verwendung haben, den man auf Querschnitten immer sieht, und der auf Sagittalschnitten durch seine über die Stäbchen hinausreichende Pigmentirung seine Unabhängigkeit von diesem Theil der Zelle dokumentirt.

Einige Worte seien mir noch gestattet zu einem Vergleich meiner Angaben mit denen Grenacher's und Schimkewitsch's. Abgesehen davon, dass Grenacher das Tapetum in seiner Darstellung nicht berücksichtigt hat und daher auch nicht die durch dasselbe bedingte Einschnürung der Nervenröhre kennt, weichen unsere Ansichten wesentlich nur in dem Punkte des Zusammenhanges der Nervenfaser mit der Retinazelle ab: Grenacher hat die vorhin als zweite mögliche Ansicht ausgesprochene Vorstellung, nach der das Stäbchen zwischen Nervenfaser und Kern liegt.

Weit weniger als mit Grenacher stimme ich mit Schimkewitsch überein, der in seiner Étude sur l'anatomie de l'Epeire auch ein Element des Auges von Tarentula beschreibt und abbildet (a. a. O. S. 13 Pl. 2 Fig. 7). Die Zeichnung gibt einen gestreckt verlaufenden, überall fast gleich dicken Nervenschlauch, der an seiner Basis einen grossen Kern, gegen das Ende ein „bâtonnet“ und weiterhin noch einen kleinen Kern umschliesst. Von dem

Digitized by Google

Stäbchen, dessen Gestalt mit meinen sämmtlichen Befunden nicht in Einklang zu bringen ist, soll ein Achsenfaden zu dem hinteren Kern verlaufen. Von diesem Kern habe ich nie eine Spur gesehen, während Schimkewitsch den vor dem Stäbchen liegenden Kern im Vergleich zum Durchmesser des Stäbchens weit kleiner zeichnet, als ich ihn immer gefunden habe. — Da ich die Figur Schimkewitsch's mit meinen Erfahrungen absolut nicht in Einklang bringen konnte, so dachte ich einen Augenblick daran, dass „Tarentula“ hier vielleicht = Phrynus genommen sei; aber einmal spricht der Verfasser von „dem hinteren Auge“ seiner Tarentula, während man bei Phrynus höchstens von 2 Gruppen von 3 hinteren Augen sprechen könnte; er gebraucht ferner das Wort ohne weitere Bemerkung in unmittelbarer Folge auf Epeira und andere unzweifelhafte Gattungsnamen echter Spinnen, und endlich wendet er es geradezu als synonym mit Lycosa an (S. 50, wo er eine Mittheilung Kessler's über die Gattung Lycosa auf eine „Tarentula“ überträgt). — Es bleibt mir daher nichts anderes übrig, als einfach die Verschiedenheit meiner Darstellung und der Schimkewitsch's hervorzuheben. Vielleicht ist die Vermuthung auszusprechen erlaubt, dass die Behandlung der Schnitte mit Kalilauge Schimkewitsch zu seiner von mir für ganz unzutreffend gehaltenen Schilderung gebracht hat.

3. Augen einiger Thomisiden; Fig. 10, 11.

Von dieser Familie habe ich verschiedene Arten der Gattung Xysticus, dann Misumena vatia, Diaea Diana, Coriarachne depressa, Philodromus aureolus, letzteren aber nur oberflächlich untersucht; ich lasse die Beschreibung dieser Augen auf die der Lycosiden folgen, weil die hinteren Augen in ihrem Bau bei beiden in den wesentlichsten Punkten übereinstimmen. Am genauesten habe ich Xysticus Kochii untersucht, und meine Angaben beziehen sich auf diese Art, wo nichts anderes gesagt ist.

Vorausgeschickt sei folgende allgemeine Bemerkung. Die Haut des Cephalothorax zeigt an der Aussenseite schuppenartige Verdickungen, die oft so dicht gedrängt sind, dass das Bild eines Tannenzapfens entsteht. Die Hypodermis ist durch weisse oder gelbliche Körnchen, welche die Zellen dicht anfüllen, ganz undurchsichtig gemacht, und aussen lagert auf der Chitinkutikula,

Digitized by Google

diese nebst allen ihren schuppenartigen Verdickungen überkleidend, noch eine glashelle, dünne Haut, welche, da sie sich mit Leichtigkeit abheben lässt, nicht als die äusserste Schicht der Kutikula, sondern als ein Durchschwitzungsprodukt der Hypodermis anzusehen ist, wie es von Leydig für manche andere Arthropoden als reifartiger u. s. w. Ueberzug angeführt, in dieser Form und von Arachniden aber noch nicht bekannt ist; ohne Zweifel hängt damit bei Xysticus und noch mehr bei Oxyptila der Staub- und Schmutzüberzug zusammen, der diese Thiere einem Klümpchen Dreck ähnlich macht. An der Linse fehlt die erwähnte Haut.

Die Hauptaugen zeigen sich hier in einer von Micrommata und den Lycosiden abweichenden Form und mögen daher etwas genauer beschrieben werden. Ueber Linse und Glaskörperzellen ist nicht viel zu sagen; die Kerne der letzteren sind kleiner als in den meisten Fällen. Die Hüllhaut der Retina ist zunächst grösstentheils — ausgeschlossen bleibt nur der Fundus — mit einem netzartigen Bindegewebe mit kleinen Kernen ausgekleidet, auf welches mehr nach innen grössere (Nervenzellen ähnliche) Zellen folgen mit grossem Kern und stabähnlicher Differenzirung in dem verschmälerten am Glaskörper endenden Theil. Diese letzteren Zellen enthalten ein ziegelrothes Pigment, sie nehmen etwa $^2/_3$ der Breite der gesammten Retina ein. Der von ihnen freigelassene Raum in der Mitte ist mit ganz dichtem schwarzbraunem Pigment erfüllt und lässt ohne Entfärbung kaum etwas anderes erkennen als etwa einige Stäbchen, deren Enden aus dem Pigment hervorragen. Nach vorsichtiger Behandlung mit Acid. nitr. werden in diesem Theile grosse Kerne, ähnlich denen, die sich auch in dem peripheren Theile finden, sichtbar, sowie ferner 2—3 Stäbchen, die bis fast auf den Grund der Hüllhaut reichen und hier umbiegend sich allmählich verlieren. Die Kerne liegen bisweilen unregelmässig dem Boden der Retina genähert, gewöhnlich aber in bestimmter Anordnung (Fig. 10 D), so dass es den Anschein hat, als ob innerhalb der Hüllhaut, von dieser durch das Bindegewebe und die ziegelroth gefärbten Zellen getrennt, die eigentliche Retina sich befände. Zellgrenzen sind in diesem Theile nicht zu erkennen; ich muss aber dabei bemerken, dass ich nur Alkoholpräparate angefertigt habe.

Der N. optic. tritt sehr excentrisch ein und verläuft eine Strecke weit dicht unter dem Glaskörper, um sich dann in die

Digitized by Google

Tiefe zu senken und in die erwähnte schwarz pigmentirte Masse aufzulösen; s. Fig. 10 C. Ob an die ziegelrothen Zellen ebenfalls Nervenfasern treten, kann ich nicht sagen, halte es aber für wahrscheinlich, da ihre Enden ebenfalls Stäbchen enthalten. Auf die angeführte Differenzirung innerhalb der Retina und die Thätigkeit der an die Hüllhaut sich anheftenden Muskeln sind die Veränderungen zurückzuführen, welche das Auge lebender Thiere dem Beschauer bietet; vergl. Leydig a. a. O. S. 441 und Blackwall, Spiders of Great Britain and Ireland S. 83.

Die 3 Nebenaugenpaare stimmen in den wesentlichen Verhältnissen unter einander und mit den Augen der Lycosiden überein, so dass es genügen wird, die Unterschiede hervorzuheben; vergl. Fig. 10 A. — Die Zellen des Glaskörpers sind sehr regelmässig prismatisch; ihre Zahl verhältnissmässig klein und ihr Querschnitt dementsprechend gross. Eine Anordnung derselben symmetrisch zu einer Mittelebene des Auges habe ich nicht beobachtet, vielmehr sind sie ganz regelmässig zur Achse des Auges angeordnet.

Die Nervenfasern resp. -Schläuche lassen eine so deutliche Wandung wie bei den Lycosiden nicht erkennen, dagegen ist zwischen ihnen ein stärkeres Gerüst von Bindegewebe ausgespannt, dessen kleine Kerne ihnen aussen anliegen. Die Stäbchen sind im Verhältniss zur Grösse des Auges grösser als bei Lycosiden. Die Kerne liegen mehr in einfacher Lage zwischen Stäbchen und präretinaler Lamelle und die Zusammengehörigkeit der Stäbchen zu den betreffenden Kernen ist schwieriger nachzuweisen, was wohl damit zusammenhängen mag, dass ein Theil der Kerne ganz am Rande der Retina liegt.

Zupfpräparate habe ich von Xysticusaugen nicht gemacht; aber auch an Schnitten erkennt man deutlich, dass die Nervenfaser verschmächtigt zwischen 2 Tapetumstreifen und Stäbchen in die Höhe steigt, und dass jenseits der Stäbchen von den Kernen ein feiner röhrenförmiger Faden ausgeht, der das Stäbchenpaar umschliesst. — Tapetum und Stäbchen sind wie bei Lycosiden; den Streifen des ersteren fehlt aber die mittlere Verschiebung und der Kernschicht das mittlere Blutgefäss. — Noch möchte ich erwähnen, dass ich von Xysticus nur winterliche und unentwickelte Exemplare unter dem Messer gehabt habe.

Der N. opticus der einzelnen Augen tritt nicht als gesonderter

Digitized by Google

Strang aus dem Gehirn, sondern sämmtliche 6 Stränge sind vereinigt und lösen sich erst vor den Augen in die einzelnen Aeste auf, an denen die Augen wie die Lichter an den Armen eines Lichtständers sitzen; s. Fig. 10[1]).

Die Augen von Misumena und Diaea lassen denselben Bau erkennen; hervorzuheben wäre die starke Verbreiterung der Retina an den Seitenaugen von Misumena; s. Fig. 11. — Von Philodrominen, deren sehr kleine Augen einer Untersuchung nicht besonders günstig sind, habe ich nur Phil. aureolus, und auch diesen nur oberflächlich studirt. Haupt- und Nebenaugen schienen mir mehr Micrommata als Thomisinen nahe zu kommen.

4. Augen von Epeiriden; Fig. 1—3.

Von Epeiriden habe ich verschiedene Arten von Epeira, E. diademata, sclopetaria, sollers und umbratica, sowie Meta Merianae und segmentata mir angesehen. Fig. 1 zeigt einen Sagittalschnitt durch den vorderen Theil des Cephalothorax von Meta Merianae, der das Stirn- und Scheitelauge getroffen hat. Das erstere bedarf keiner grossen Erläuterung, da es mit dem Stirnauge von Micrommata fast vollkommen übereinstimmt.

An dem Scheitelauge ist zunächst hervorzuheben, dass die Zellen des Glaskörpers nicht im ganzen Umfang der Linse gleichmässig ausgebildet sind, sondern dass es den Anschein hat, als ob dieselben durch eine von vorn nach hinten wirkende Kraft zurückgedrängt seien, gerade wie es an den Seitenaugen von Micrommata schien, als ob sie von innen nach aussen zur Seite gedrängt seien. Dabei sind die Zellen des Glaskörpers lang und schmal, fast faserig. Das Tapetum ist einem zusammengedrückten Trichter ähnlich, vergl. Fig. 3 A rechts; der Grund des Trichters ist von einem Spalt eingenommen, der hier und da durch kleine Brücken von Tapetumgewebe unterbrochen ist; die Längsrichtung des Spaltes fällt mit der des Körpers zusammen. In unserer Figur hat der etwas seitlich von dem Spalt geführte Schnitt den einen

1) Ich will diese Gelegenheit benutzen, um die in einer Schülerarbeit, Troschel's Archiv 1870, S. 101, ausgesprochene Behauptung, der Giftdrüse von Atypus, Dysdera und einigen Thomisiden fehle die Muskulatur, zurückzunehmen; die Muskeln lassen bei diesen Arten nur die Querstreifung schwieriger erkennen.


Digitized by Google

Flügel des Tapetumtrichters getroffen; in dem Tapetum sind einige spindelförmige Kerne sichtbar, unterhalb desselben die durchschnittenen angeschwollenen Nervenröhren, und auf dem Tapetum die stark lichtbrechenden Stäbchen, welche sich weiterhin in einen Schlauch fortsetzen, der den Kern umschliesst, s. Fig. 1 A. Den gleichen Bau wie das Scheitelauge haben die beiden Seitenaugen.

Auf den Bau der Scheitelaugen von Epeira muss ich etwas näher eingehen; Fig. 2 und 3. In dem Glaskörper zeigen sie dieselbe Beschaffenheit wie Meta, in der Retina dagegen nur zum Theil, während der (grössere) übrige Theil einen bis jetzt noch nicht beschriebenen Anblick gewährt. Die Nervenröhren dieses Theiles schwellen nämlich ganz allmählich an und umschliessen, bevor sie am Glaskörper ihr Ende erreichen, einen länglich viereckigen, durchsichtigen, stark lichtbrechenden Körper und zwischen diesem und Glaskörper in manchen, aber nicht in allen Fällen, einen unregelmässig kugeligen Ballen. Die angeführten lichtbrechenden Körper sind an den Seiten ringsum von dichtem Pigment umgeben. Was die Natur derselben anlangt, so ist wohl hervorzuheben, dass sie in ihrer optischen Eigenschaft weit mehr Variabilität zeigen, als die typischen Elemente der Augen, so variabel dieselben auch nach dem Ernährungs- und Entwicklungszustand des jeweiligen Thieres sind. Die Figuren 2 und 3 geben das sich am häufigsten darbietende Bild wieder; es sind viereckige, von einer Membran umschlossene und mit einem homogenen, zähflüssigen Inhalt erfüllte Kästchen; der Inhalt zieht sich bei Alkoholbehandlung unregelmässig zusammen und gewinnt auch nach Glycerinzusatz seine frühere homogene Beschaffenheit nicht wieder. Sämmtliche Kästchen liegen in dem gleichen Niveau und sind von derselben Grösse. Von echten Stäbchen unterscheiden sie sich ausser durch ihre Lage in den Nervenröhren durch ihre bedeutende Dicke und ihr geringeres Lichtbrechungsvermögen. Ueber die Natur der vor ihnen liegenden Ballen bin ich nicht in's Klare gekommen; Grenacher erklärt sie für „vergängliche“ Kerne, ich enthalte mich in dieser Frage eines abschliessenden Urtheils und möchte nur auf den Unterschied hinweisen, der zwischen ihnen und den unzweifelhaften Kernen von Retinazellen des anderen Augentheiles besteht und der in Fig. 2 keineswegs übertrieben dargestellt ist.

Der zweite Theil des Auges stimmt mit dem ganzen Auge

Digitized by Google

von Meta ziemlich überein; nur liegen die Kerne der Retina hier weniger zwischen Stäbchen und Glaskörper, als vielmehr ausserhalb des äusseren Flügels des Tapetumtrichters. Der erstbeschriebene Theil des Auges nimmt etwa 2 Dritttheile, der Tapetum- und Stäbchenhaltige das äussere Drittel ein.

Die total verschiedenartige Ausbildung der verschiedenen Theile desselben Auges ist eine Erscheinung, die wohl eine Erklärung verlangt; ich habe mir folgende Vorstellung als die einfachste und die mit den Vorkommnissen bei anderen Arten am meisten übereinstimmende gebildet: Nur die nach dem Tapetumtrichter strebenden Nervenröhren treten mit Retinazellen in Verbindung; die die Mehrzahl ausmachenden übrigen enden blind, haben aber als Ersatz dafür die erwähnten Kästchen ausgebildet, die etwa anderen Differenzirungen der Opticusfasern, z. B. den „Phaosphären" aus dem Skorpionauge, zu vergleichen sind. — Die Seitenaugen von Epeira zeigen denselben Bau wie bei Meta oder auch wie das Epeira-Scheitelauge in seinem äusseren, tapetumhaltigen Theile. Von Bedeutung scheint mir zu sein und für die eben abgegebene Erklärung zu sprechen, dass in den Opticusfasern der Seitenaugen hinter dem Tapetum oft ähnliche Differenzirungen zu beobachten sind, wie die Kästchen in dem Scheitelauge regelmässig.

Die Scheitelaugen von Epeira sind schon mehrmals untersucht und beschrieben worden, zuletzt von Grenacher, Graber und Schimkewitsch, und ich will hervorheben, in welchen Punkten ich glaube unsere Kenntnisse erweitert zu haben. Grenacher hatte anfänglich dem ganzen Auge den Bau zugeschrieben, den es in seinem inneren Theile hat, und erst nach Drucklegung seines grossen Werkes die Differenzirung innerhalb des Auges bemerkt, ohne sich aber weiterhin genauer über dieselbe auszusprechen; s. d. Arch. XVIII. S. 428. Graber hat dieselbe zuerst bekannt gemacht a. a. O. S. 76; aber abgesehen davon, dass er neben dem einzigen von mir zugelassenen Kern, der nach meiner Anschauung „postbacillär" ist, noch einen oder 2 Kerne dem Retinaelement typisch zuschreibt, hatte er den Zusammenhang der grossen „Ganglienzellen-Kerne" mit den Stäbchen nicht erkannt; er lässt dieselben vielmehr nach einem linsenähnlichen Punkte x in der Retina konvergiren, der eine Art subordinirten Binnenauges dar-

Digitized by Google

stellen soll. — Schimkewitsch hat keine bemerkenswerthen Angaben positiver Natur über das Scheitelauge.

5. Augen anderer Spinnen; Fig. 12—15.

Ausser den genannten Gattungen habe ich noch zahlreiche andere einheimische Vertreter der Ordnung auf ihre Augen hin untersucht, ohne bei ihnen Verhältnisse gefunden zu haben, die bisher noch nicht zur Sprache gekommen wären. Eine Ausnahme machen die Augen der Attiden, deren Darstellung einer besonderen Arbeit vorbehalten bleiben soll; vergl. meine vorl. Mittheil. in den Sitzungsber. Niederrh. Gesellsch. 1885. S. 221 f.

Folgende Bemerkungen über einzelne Augen mögen aber zur Erläuterung der Figuren nicht überflüssig sein.

Die Hauptaugen von Atypus (Fig. 15 rechts) zeigen innerhalb der Hüllhaut ein Gerüst von Bindegewebsfasern mit flachen Kernen, sowie an einigen Stellen ein grosszelliges Epithel mit grossen Kernen, Fig. 15 A; die Pigmentzellenzone ist von den Glaskörperzellen durch einen schmalen Spalt getrennt. An die Hüllhaut inseriren Muskeln, die von der Stirnwand entspringen und auf der Hüllhaut ein Geflecht bilden; bei ihrer Kontraktion würden sie also den Augenbulbus der Stirnwand nähern.

Die Nebenaugen sind am häufigsten nach dem Schema der Scheitelaugen von Meta gebaut, d. h. das Tapetum bildet einen länglichen Trichter mit mittlerem Spalt; der Trichter ist ausgefüllt mit den angeschwollenen Enden der Zellen, die die Stäbchen enthalten. Dieser Theil ist nicht pigmentirt und enthält gewöhnlich nur wenige der grossen Kerne; dieselben liegen meistens an der Aussenseite des Tapetumtrichters. Als Gattungen, bei denen ich diese Augen gefunden, nenne ich Drassus (Fig. 12), Gnaphosa, Clubiona, Anyphaena, Amaurobius (Fig. 12 A, 12 B), Tegenaria, Hyptiotes, Segestria (Fig. 14), Dysdera (Fig. 13).

An den Scheitelaugen mancher Drassiden, namentlich von Pythonissa nocturna, ist die schwache Wölbung der Linse erwähnenswerth, deren Innenfläche konkav ist. Das ganze Auge macht den Eindruck eines nur wenig funktionirenden Apparates. Bei Drassus lapidicola und Amaurobius ferox fand ich bisweilen (aber nicht immer) im Tapetumtrichter einen zusammengesetzten Körper neben den Stäbchen, der an den von Grenacher aus

Digitized by Google

den Augen von Semblis(Sialis-)larven beschriebenen erinnert; s. Fig. 12 C.

Die 6 Augen von Segestria und Dysdera besitzen alle ein Tapetum, und es würden demnach in dieser Familie die Hauptaugen fehlen. Die seitlich stehenden Augen sind namentlich bei Dysdera dadurch beachtenswerth, dass die Glaskörperzellen fast vollständig zur Seite gedrängt scheinen, s. Fig. 13; dieses Auge scheint dadurch „einschichtig", ist aber thatsächlich eben so zweischichtig, wie die übrigen Arachnidenaugen. Ganz ähnlich ist es mit den Seitenaugen von Atypus, Fig. 15 links, von dem noch hervorzuheben ist, dass das Tapetum schwach entwickelt ist und sich leicht auflöst. Die Stäbchen der Stirnaugen dieser Art zeigen auf dem Querschnitt eine strahlige Anordnung; s. Fig. 15 B.

III. Schlussbemerkungen.

Meine Untersuchungen haben mich zu dem Resultate geführt, dass das Retinaelement in allen Spinnenaugen nach demselben Schema gebaut ist. Es entsteht durch Verschmelzung einer Nervenfaser resp. -röhre mit einer Zelle, die nach der durch Locy bestätigten Vermuthung Grenacher's von der Hypodermis abzuleiten ist. Diese stets in die Länge gestreckte Zelle entwickelt an ihrem einen Ende, entfernt vom Kern, das „Stäbchen"; die Verbindung der Nervenfaser mit derselben tritt überall mit dem kernhaltigen Theil der Zelle, nie mit dem Stäbchen ein, so dass im physiologischen Sinne, mit Rücksicht auf die Reihenfolge, in der der Nervenreiz die einzelnen Bestandtheile durchläuft, der Kern stets hinter dem Stäbchen liegt; aus diesem Grund habe ich die Bezeichnung „Augen mit präbacillärem Kern" beanstandet. Das Stäbchen ist bald in unmittelbarer Berührung mit dem Glaskörper, bald von demselben getrennt durch andere Theile der Zelle, auch durch die Kerne; den Grund dafür, dass das Stäbchen bald an dem einem, bald an dem anderen Ende der Zelle entwickelt wird, sehe ich in dem Tapetum, das als sekundäre Lichtquelle die Stäbchen in seiner Nachbarschaft entstehen lässt. Insofern ist also das Stäbchen auch immer dem Lichte zugekehrt. Die Entwickelungsgeschichte hat eben in der Entstehung der beiden Augenarten keinen Unterschied aufgedeckt (s. Locy a. a. O S. 89), nur dass

Digitized by Google

nach Locy die beiden Schichten der eingestülpten Hypodermis bei den Nebenaugen durch ein „chitinous layer", wahrscheinlich unser Tapetum, getrennt sind.

Vielleicht wird man sich auch bei den Wirbelthieren nicht mehr bei der bisherigen, soviel ich sehe, zuerst von M. Schultze angedeuteten Erklärung der perversen Lagerung der Stäbchen beruhigen, sondern auch hier in dem Tapetum den Grund für die scheinbar dem Lichte abgewandte Stellung der Stäbchen sehen. Die jetzt das Tapetum entbehrenden Arten würde man dementsprechend folgerichtig von Arten mit Augentapetum abzuleiten haben, was bei den Spinnen (Attiden!) und Wirbelthieren mit anderweitigen Ergebnissen nicht im Widerspruch steht.

Dufour hatte bekanntlich nach dem Glanze, den der Augenhintergrund zeigt, yeux diurnes und yeux nocturnes unterschieden. Dieser Unterschied deckt sich nicht vollständig mit dem Mangel oder Besitz des Tapetum, indem z. B. Thomisiden und Lycosiden ein Tapetum, dabei aber doch yeux diurnes besitzen. Es kommt dies von dem zwischen den Stäbchen abgelagerten dunklen Pigment her, das den ganzen Augenhintergrund dunkel erscheinen lässt. Immerhin wird man die mit Tapetum versehenen Augen als im Dunkel oder bei schwachem Lichte noch funktionirend ansehen können, womit die Lebensweise und der Aufenthaltsort der verschiedenen Arten sehr gut übereinstimmt (Agaleniden, Amaurobiaden, Drassiden, Dysderiden, Atypus, mit stark entwickeltem Tapetum; die sonnenliebenden Attiden ohne Tapetum; Epeiriden, theils Tag-, theils Nachtthiere, Thomisiden und Lycosiden hinsichtlich ihres Tapetums in der Mitte stehend).

Unter den Nebenaugen sind (abgesehen von den hier nicht berücksichtigten Attiden) die Augen der Lycosiden und Thomisiden am vollkommensten und befähigen, nach der Zahl der Stäbchen zu urtheilen, das Thier zu einem ungemein scharfen Sehen in bestimmter Entfernung. Dagegen fehlt ihnen wie allen Nebenaugen die Muskulatur, welche eine Accommodation ermöglichen würde. An den sonst unvollkommener gebauten Hauptaugen ist eine solche vorhanden. Denn wenn auch ein Theil der Muskeln den Augengrund seitlich verschieben kann, und damit andere Theile des von der Linse entworfenen Bildes auf den allein perzipirenden Stäbchentragenden Theil bringt, so wirkt doch auch ein Theil der Muskeln, indem sie die Retina der Linse nähern oder

Digitized by Google

davon entfernen, als Accommodationsmuskeln. Nur ist hier das Prinzip der Accommodation in anderer Weise als bei dem Wirbelthierauge durchgeführt, nämlich ganz so wie in einer Camera obscura, wo der das Bild auffangende Schirm verschiebbar ist.

Ist meine Darstellung des Auges von Micrommata richtig, so ist der Bau der Retina dieses Auges in hohem Grade dem von Pecten ähnlich, und es würde demnach eine Uebereinstimmung im Bau der Retina zwischen Angehörigen zweier verschiedener Typen bestehen, die bisher in keine nähere Beziehung zu bringen waren. Ebenso zeigen die Lycosiden und Thomisinen eine grosse Aehnlichkeit in dem Bau ihrer Retina, zwei Familien, die sonst wenig mit einander gemein haben. Andererseits zeigen nahe Verwandte grosse Verschiedenheiten, z. B. Micrommata und die Thomisinen. Diese Erscheinung lässt wohl den Schluss gerechtfertigt erscheinen, dass die Aehnlichkeiten im Bau der Retina zum Theil nicht auf nähere Verwandtschaft hinweist, sondern als Konvergenzerscheinungen aufzufassen sind. Dasselbe Bedürfniss hat in verschiedenen Fällen unabhängig von einander nahezu übereinstimmende Organe geschaffen.

Nachschrift. Nachdem vorstehender Aufsatz bereits gedruckt war, erhielt ich Kenntniss von Patten's Arbeit in den Mitth. zool. Station Neapel. VI. S. 542 ff. Patten giebt eine andere Darstellung des Auges von Pecten als Hickson, indem er die Fasern des genannten Nervenstranges sich mit den Retinazellen verbinden lässt. Ist dies richtig, so würde mein Hinweis (s. oben S. 612) auf das Auge von Pecten als ein anderweitiges Beispiel von der blinden Endigungsweise von Nervenfasern hinfällig sein.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXI u. XXII.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch das Stirn- und Scheitelauge von Meta Merianae; ersteres mit Muskeln. Am Scheitelauge ist das Tapetum durchschnitten; in dem faserigen Tapetum liegen spindelförmige Kerne. Unterhalb des Tapetum die durchschnittenen angeschwollenen Nervenröhren, welche, über den Rand des Tapetumtrichters herüber-

Digitized by Google

reichend, sich mit den auf dem Tapetum stehenden Stäbchen verbinden. — 1 A ein Stück Tapetum mit Stäbchen, stärker vergrössert.

Fig. 2. Schräger Transversalschnitt durch das rechte Scheitelauge von Epeira diademata. Links der Theil ohne Tapetum, ohne deutliche Kerne und ohne eigentliche Stäbchen; rechts Tapetum mit Stäbchen und Kernen.

Fig. 3. Sagittalschnitt (etwas schief ausgefallen) durch das Scheitelauge von Ep. sollers. Vorne ist der Tapetumhaltige, hinten der Tapetumfreie Theil getroffen. — 3 A Flächenansicht der Retina des rechten Scheitelauges von Ep. diademata; die Stäbchen in dem Tapetumtrichter sind nicht gezeichnet.

Fig. 4. Aussenansicht einer Linse von Micrommata virescens. — 4 A Muskeln des Hauptauges derselben. 4 B Cephalothorax von oben, 4 C von der Seite gesehen; die Pfeile deuten die Achsen der betreffenden Augen an.

Fig. 5. Schrägschnitt durch das Scheitelauge von Micr. vir. In der Mitte sind Glaskörperzellen nach verschiedenen Richtungen durchschnitten; links nach unten die Stäbchen und diese umgebend das Tapetum; ausserhalb desselben fast im ganzen Umkreis des Auges die grossen Kerne.

Fig. 6. Transversalschnitt durch die linke Cephalothoraxhälfte von M. vir. 6 A ein Stück des Glaskörpers und der Retina des Stirnauges stärker vergrössert. 6 B Flächenansicht auf die Stäbchen des Stirnauges; 6 C Stück Retina des vorderen Seitenauges, halb schematisch; 6 D Stück einer Retinazelle dieses Auges, nicht schematisch. Der Schlauch rechts würde in seinem weiteren Verlauf das Stäbchen enthalten.

Fig. 7. Flächenansicht auf das Auge von Trochosa; Pigmentzellen. 7 A Transversalschnitt durch das Auge der 2. Reihe von Dolomedes; das nach der Mitte der Retina verlaufende Blutgefäss (?) ist quer durchschnitten. 7 B Querschnitt durch dasselbe Auge; oben Tapetum getroffen, unten die Fasern des N. optic.

Fig. 8. Transversalschnitt durch das Auge der 2. Reihe von Tarentula inquilina. Die linke Hälfte ist nicht entfärbt. — 8 A Stück der Retina desselben Auges stärker vergrössert; rechts nicht entfärbt. — 8 B Osmiumsäure-Zupfpräparate der Retinazellen von Tarentula inquilina. — 8 C Flächenansicht auf Stäbchenschicht (oben) und Tapetum (unten) von Tar. inquilina; die obere Hälfte nicht entfärbt. — 8 D Die krystallinischen Elemente des Tapetum, frisch im Blute, stark vergrössert.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch den Cephalothorax von Trochosa mit dem vorderen Ende des Gehirns, von dem die Aeste des N. opt. der Nebenaugen getrennt ihren Ursprung nehmen. — 9 A Querschnitt durch die Stäbchenschicht.

Digitized by Google

Fig. 10. Transversalschnitt durch den oberen Theil des Cephalothorax von Xysticus Kochii; zu beiden Seiten der vereinigten Nervenstämme die durchschnittene Muskulatur der Giftdrüsen. — 10 A Sagittalschnitt durch die Retina eines Nebenauges. 10 B, C, D Sagittaldurchschnitte durch das Hauptauge, 10 B vor der Entfärbung.

Fig. 11. Seitenauge von Misumena vatia.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch Stirn- und Scheitelauge von Drassus lapidicola. — 12 A Seitenauge von Amaurobius; 12 B Scheitelauge desselben quer auf den Tapetumtrichter durchschnitten. 12 C aus dem Tapetumtrichter von Amaurobius.

Fig. 13. Transversalschnitt durch das linke Seitenauge von Dysdera crocota. Der Glaskörper fast ganz zur Seite gedrängt. Links zieht ein Stück eines Tracheenröhrchens durch das Auge. — 13 A Retinazelle mit Nervenfaser, stärker vergrössert.

Fig. 14. Querschnitt durch ein Seitenauge von Segestria senoculata. Aussen die quer durchschnittenen Nervenröhren, z. Th. auch der kernhaltige Theil, darauf folgend der Tapetumtrichter, ausgefüllt von Stäbchen.

Fig. 15. Transversalschnitt durch das Stirn- und ein Seitenauge von Atypus piceus. — 15 A Hüllhaut des Stirnauges mit Muskeln, Bindegewebs- und Epithelzellen. — 15 B Stäbchen des Stirnauges im Durchschnitt.

Digitized by Google

Ueber Stielneubildung bei Tubularia mesembryanthemum Allm.

Von

Dr. **Hermann Klaatsch,**
Assistenten am anatomischen Institut zu Berlin.

Hierzu Tafel XXXIII.

Seit Trembley hat die grosse Regenerationsfähigkeit des Coelenteratenorganismus und speciell des der Hydroidpolypen, mehrfach zu experimentellen Untersuchungen über die Neubildung künstlich entfernter Theile derselben Veranlassung gegeben (10).

Auch wurden Thatsachen bekannt, welche ähnliche Regenerationsvorgänge ohne künstlichen Eingriff bewiesen. Es waren vor allem englische Forscher, die ihre Aufmerksamkeit auf diesen Gegenstand richteten. So diente Tubularia indivisa sowohl Dalyell (1) als Allman (2), als Untersuchungsobject. Ersterer entdeckte bei Tubularia den als Decapitation bezeichneten Vorgang, bei dem Hydranthen abgeworfen und durch das Coenosark des Stieles neugebildet werden; er durchtrennte ferner Tubularien in mannichfacher Weise und sah Theilstücke zu ganzen Thieren werden. Auch erzeugte er durch künstlichen Eingriff monströse Formen.

Es kann nicht Wunder nehmen, dass bei Thieren mit einer so bedeutenden Fähigkeit der Regeneration verlorner Theile, auch Fälle sich finden, wo erkrankte und funktionsunfähig gewordene Partieen des Organismus durch Neubildung ersetzt werden. Da in der Literatur speciell für Tubullaria ein solcher Fall bisher nicht beschrieben wurde[1]), da auch für die andern Hydroipolypen

1) Auch Al. Agassiz erwähnt nichts hierauf Bezügliches. Für eine briefliche Mittheilung hinsichtlich der Literatur bin ich Herrn Prof. Leuckart zu Dank verpflichtet.

Digitized by Google

nur wenige einschlägige Beobachtungen existiren [1]), so entschloss ich mich zur Veröffentlichung einer Erscheinung, die ich in diesem Frühjahr in Triest beobachtete, und die als eine Stielneubildung aufzufassen ist.

Es handelt sich um eine ganz beschränkte Anzahl von Exemplaren der Species Tubularia mesembryanthemum Allm. Die betreffenden Thiere — etwa 20 an der Zahl — gehörten einem Busche von Tubularien an, der gleichzeitig mit einer grossen Anzahl durchaus normaler Hydranthen am Morgen des 21. April Balken im Triestiner Hafen entnommen und wenige Stunden nach dem Fange in einem Chrom-Osmium-Essigsäuregemisch [2]) fixirt wurde. Die Thiere befanden sich bereits in dieser Flüssigkeit, als ihr abweichendes Aussehen auffiel: Sie besassen nämlich einen Fortsatz, welcher bei allen an der Uebergangsstelle des Stiels in den Hydranthen entspringend weichhäutig, leicht beweglich, ohne besondere Differenzirung am freien Ende, sich theils peitschenartig aufwärts schlug, theils bogenförmig abwärts krümmte.

Meine wenige Tage später erfolgende Rückkehr nach Berlin zwang mich die genauere Untersuchung zu verschieben. Die in 80 % Alkohol transportirten Thiere kamen hier gut conservirt an, jedoch hatten naturgemäss die zarten Fortsätze gelitten und waren zum grössten Theil an ihrem freien Ende abgebrochen. Die Folgerungen, die ich aus meinen Beobachtungen ziehe, ergeben sich zwanglos aus den Befunden, die ich bei 10 Tubularien, die das eigenthümliche Verhalten in einer ausgeprägten Weise zeigen, eingehend schildern werde. Zuvor muss ich jedoch zur Orientirung einiges vorausschicken [3]).

Tubularia mesembryanthemum besitzt 2 Tentakelkränze und einen in 2 Abschnitte gesonderten Gastralraum. Der untere Tentakelkranz entsteht in der ringförmigen Zone, die den Chordawulst (Fig. 1 ch.) enthält, dessen „Chordagewebe“ sich direct in das axiale Gewebe der Tentakel fortsetzt. Wie schon Jickeli (4) betont hat, existirt bei der vorliegenden Species kein Chordawulst

1) In denselben Kreis von Erscheinungen gehört die von v. Lendenfeld beobachtete eigenthümliche Sprossenbildung australischer Campanulariden (3).

2) Aq. mar. 80,0. Osm. 1 % 5,0. Chromsäure 10,0. Essigsäure 50 % 5,0.

3) Vgl. Allmans Werk (2).

Digitized by Google

an der Basis der Mundarme, wie Hamann (5) ihn den Tubularien zuschreibt. Ich werde im Folgenden die beiden Theile des Thieres als oberen und unteren Gastraltheil aufführen. Der untere Gastraltheil (Fig. 1 u. g.), durch eine tiefe Ringfurche vom oberen geschieden, besitzt eine sehr mächtig entwickelte Stützlamelle. An seinem oberen Abschnitt nimmt das Ectoderm an Höhe zu, bis zur weitesten Partie des ganzen Abschnittes. Hier beginnt sodann eine Zone von Drüsenzellen (Fig. 1 dr.), deren Secretlage sich continuirlich in das Perisark des Stieles fortsetzt. Der obere Rand dieser Drüsenzone ist schon bei schwachen Vergrösserungen deutlich. In eben dieser Zone kommt der Fortsatz zum Vorschein. Er entspringt tiefer als die Stelle liegt, wo er sichtbar wird, indem der ganze Körperabschnitt halbmondformig den neugebildeten Fortsatz umfasst. Um die einzelnen Exemplare schärfer zu charakterisiren und von ihrer Entwicklungsstufe eine Andeutung zu geben, habe ich die Länge der beiden Gastraltheile angegeben und die Zahl der Tentakeln notirt. Freilich haben diese Zahlen keine Gesetzmässigkeit aufzuweisen und können nicht als sichere Kriterien für das Alter der einzelnen Hydranthen benutzt werden. Es wachsen jedoch mit zunehmendem Alter immer neue Tentakeln zwischen den bereits ausgebildeten hervor (4, 6). Sämmtliche beschriebene Thiere besitzen Sporosacs mit reifen Geschlechtsproducten. Die Messungen beziehen sich auf gefärbte, in Canadabalsam eingeschlossene Präparate, wenn nichts anderes angegeben ist.

1) Grosser Hydranth Fig. 1.

Länge desselben im Ganzen 3,4 mm, wovon 2,5 mm auf den oberen, 0,9 mm auf den unteren Gastraltheil kommen.

Der I. Tentakelkranz hat 18, der II. 21 Arme.

Conservirung in Triest.

Der Hydrocaulus misst durchschnittlich 0,5 mm im Durchmesser. Er ist von pflanzlichen und thierischen Organismen überwachsen. Dicht über dem Hydrocaulus am unteren Theile des zweiten Gastralabschnittes (u. g.) entspringt ein Fortsatz. An seiner unteren Seite erhält er eine becherartige Umhüllung (th.), sie verdankt der Secretlage der Drüsenzellen (dr.) ihre Entstehung. Der Fortsatz tritt aus der Tiefe hervor, zuerst halsartig schmal 33 μ im Durchmesser haltend, dann eine gleichmässige Dicke von 540—580 μ erreichend. Er schlägt sich auf-

Digitized by Google

wärts und ist in einer Länge von 5 mm erhalten. Am freien, abgebrochenen Ende zeigt er eine Höhlung und eine aus Ectoderm und Entoderm bestehende Wandung.

2) Kleines Exemplar Fig. 2.

Der eiförmige obere Gastraltheil lässt den Chordawulst an der Basis des II. Tentakelkranzes wenig vortreten. Er misst 0,8 mm in der Länge, während der untere Abschnitt 0,25 mm hat. Letzterer ist vom Hydrocaulus nicht scharf abgesetzt.

Die Zahlen der Tentakeln betragen für den oberen Kranz 6, für den unteren Wirbel 7, von denen einer an der Spitze gegabelt ist. Etwa 4 kleine Sperosacs.

Der Hydrocaulus ist auf das dichteste bis an den Hydranthen heran überwuchert von einer bestimmten Species von Diatomeen.

Es ist eine gestielte Art, deren Individuen fächerförmig auf Stielen stehen, und die, wie Herr Prof. Schwendener die Güte hatte mir anzugeben, einer der unter sich nahe verwandten Gattungen Rhipidophora, Gomphonema, oder Podosphenia angehören wird. Der Inhalt des Hydrocaulus ist gleich unterhalb des Hydranthen aus zerfallenem, mit Hämatoxylin sich nicht färbendem Zellenmaterial gebildet.

Aus dem zweiten Gastraltheil, dicht über dem Hydrocaulus entspringt ein Fortsatz, mit einem halsartig verschmälerten Anfangstheil. Die Ursprungsstelle stimmt vollkommen mit derjenigen bei Nr. I überein. Sie liegt unmittelbar unter der weiteren Stelle des zweiten Gastraltheils, also im Bereich der späteren Drüsenzone. Eine Theca ist für den Fortsatz nicht vorhanden. Derselbe misst hier 58 μ. Weiterhin misst bis 207 μ, geht in senkrechter Richtung zur Längsachse des Thieres ab, und zieht dann bogenförmig aboralwärts. Dabei erhält er unregelmässige Erweiterungen.

Bei den folgenden Exemplaren verweise ich auf Fig. 3, welche ein typisches Verhalten der Fortsatzbildung repräsentirt, und von einem Exemplare entnommen ist, das nachträglich in eine Serie von Längsschnitten zerlegt wurde.

3) Grosser Hydranth. I. Tentakelkranz 12, II. 18; zahlreiche Sporosacs.

Der Hydrocaulus ist abgebrochen. Das Individuum sitzt somit dem stark entwickelten Fortsatz auf, der aus einem 0,16 mm dicken Halse aus dem unteren Theil des zweiten Gastralraumes entsteht

Digitized by Google

und mit einem Durchmesser von 0,40 bis 0,28 mm zuerst etwas oralwärts, dann in kurzem Bogen aboralwärts sich wendet.

4) Tubularie von mittlerer Grösse. I. Tentakelkranz 10, II. 14, einer davon in seiner Mitte gegabelt. Der obere Gastralabschnitt hat eine ähnlich eiförmige Gestalt wie Nr. II. So findet es sich häufig bei jugendlichen Individuen. Der obere Theil misst 0,8 mm, der untere 0,5 mm. Die Ectodermzellen am oberen Theil des letzteren Abschnittes haben noch nicht die Höhe, wie beim erwachsenen Thier, weshalb auch die obere Grenze des Drüsenrings noch nicht scharf hervortritt. Der Stiel krümmt sich in steilem Bogen abwärts und ist von derselben Diatomeenspecies wie Nr. II überwachsen. Sein Inhalt besteht gleich unterhalb des Hydranthen aus zerfallenen Gewebsmassen und nimmt den Farbstoff (Hämatoxylin) nicht auf.

Ein Fortsatz in der gewöhnlichen Weise, der ebenso dick (0,3 mm) wie der Stiel, gleich diesem in steilem Bogen abwärts zieht.

5) Mittelgrosser Hydranth. I. Tentakelkranz 16, II. 18.

Gesammtlänge 2,0 mm (1,4 + 0,6 mm).

Ein Fortsatz 0,3 mm dick entsteht in gewöhnlicher Weise. Die Secretlage der Drüsenzone hat sich in toto abgehoben und umhüllt becherartig den zweiten Gastraltheil; aus ihr heraus erhebt sich der Fortsatz, indem er an seiner Unterseite eine Art Theca erhält.

Das Coenosark im Hydrocaulus ist vollständig verödet.

6) Grosse Tubularie. I. Tentakelkranz 12, II. 18.

Besitzt einen wohl ausgebildeten Fortsatz, der als nahezu directe Fortsetzung des Stielcoenosarks erscheint, indem er zwar an der gewöhnlichen Stelle entsteht, aber bereits tiefer als sonst ins Freie tritt.

Der Stiel ist aussen völlig überwuchert, innen verödet.

7) Grosser Hydranth. I. Tentakelkranz 14, II. 20; I. Gastraltheil 2 mm, II. 0,6 mm.

Obere Grenze der Drüsenzone deutlich. Der Fortsatz entsteht am unteren Theil des II. Gastralabschnittes mit einer Theca.

Auch hier Verödung und Ueberwucherung des Stiels.

8) Kleiner Hydranth. I. Tentakelkranz 6, II. 7; I. Gastraltheil 0,6 mm, II. 0,4 mm.

Hier liegen etwas abnorme Verhältnisse vor. Der sehr stark entwickelte Fortsatz wird nämlich von einem zweiten, unmittelbar unter ihm entspringenden Gebilde begleitet.

Digitized by Google

Ich fasse diesen Fall als eine frühe Gabelung des Fortsatzes auf, mit Hinblick auf

9) Grosser Hydranth. I. Tentakelkranz 12, II. 20; I. Gastraltheil 2 mm, II. 1 mm.

Der Stiel ist dicht überwuchert. Der Fortsatz erscheint an der oberen Grenze der Drüsenzone und gabelt sich in einer Entfernung von 0,24 vom Hydranthen. Jeder der Aeste gleicht dem gemeinsamen Stück an Dicke.

10) Kleiner Hydranth. Glycerineinschluss. Fig. 4.

Der Hydrocaulus besteht aus einer leeren Perisarkröhre, auf der nur wenige Organismen sitzen. Die Chitinhülle haftet dem Thier nur lose an an der Stelle, wo der neugebildete Fortsatz entspringt. Es ist dieser Fall von grösster Wichtigkeit und führte mich derselbe zuerst zu der richtigen Auffassung des Fortsatzes als eines neuen Stieles. Hier stellt derselbe die eigentliche Fortsetzung des Hydranthen aboralwärts dar mit gleichzeitiger vollständiger Verödung des alten Hydrocaulus. Er ist in einer Länge von 4 mm erhalten. Sein Durchmesser beträgt 0,4 mm.

Diese Zusammenstellung liesse sich noch um ca. 12. Individuen vermehren. Es wiederholen sich jedoch bei diesen die erwähnten Verhältnisse in typischer Weise, abgesehen von einigen Abweichungen, auf die ich unten zu sprechen komme.

Genaueres über die Art des Ursprungs lehren Längsschnitte. Ein solcher aus dieser Serie durch das auf Fig. 3 dargestellte Thier ist auf Fig. 5 wiedergegeben. Derselbe zeigt folgendes:

Der Fortsatz entsteht an der tiefsten Stelle des II. Gastraltheils. Sämmtliche Schichten desselben setzen sich continuirlich in entsprechende Gewebslagen der Neubildung fort.

Auf der, dem Fortsatz abgewandten Seite sind die in mittlerer Höhe des II. Gastraltheils auftretenden Drüsenzellen deutlich (dr), als hohe cylindrische Elemente, die mit einer zweischichtigen Secretlage bedeckt sind. Die innere Schicht ist viel breiter als die äussere und nimmt intensiver Picrocarmin auf. Sie lässt sich in das Perisark des Stieles verfolgen[1]). Das Innere desselben ist von Zellen entblösst. Wo die Drüsenzellen von der Stütz-

1) Dies Verhalten ist auf der Figur nicht sichtbar, da sie bei schwacher Vergrösserung entworfen ist.


Digitized by Google

lamelle abgehoben sind, sind sie nach unten hin ausgefasert. Auf der gegenüberliegenden Seite hat der Fortsatz sich durch die Drüsenschicht seinen Weg gebahnt. Auf den Schnitten ist diese Ectodermlage, soweit die Secretlage (th) reicht, in 2 Schichten zerrissen, so dass der Fortsatz von unten her durch eine bauchig vorgewölbte Theca, der ectodermale Zellreste anhaften, eingehüllt wird, während da, wo diese Theca aufhört, ein intactes Ectoderm (ect.) auftritt. Von oben her empfängt der Fortsatz sein Ectoderm aus dem des II. Gastraltheils, ohne besondere Complicationen. Die Stützlamelle (sl) färbt sich mit Picrocarmin sehr intensiv und lässt auf dem Schiefschnitt eine fibrilläre Structur erkennen. Sie bildet am unteren Abschnitt des II. Gastraltheils ein Diaphragma (bei sl.). Weiterhin geht sie, ein wenig an Dicke abnehmend, continuirlich in den Fortsatz über. Derselbe zeigt den oft erwähnten Isthmus eben da, wo er ins Freie tritt. Hier ist die Stützlamelle flach getroffen; man erkennt da eine Längsstreifung, die eine Längsmusculatur des Fortsatzes vortäuschen würde, wenn nicht die intensive Färbung mit Picrocarmin sie der Stützlamelle zuwiese.

Der II. Gastralraum enthält nur wenige der auch sonst regelmässig angetroffenen Inhaltskörper. Die entodermalen Zellen, die in zwei Formen auftreten, setzen sich unverändert in das Entoderm der Neubildung fort.

Der ganze II. Gastraltheil ist verschmälert in der Längsrichtung, da wo der Fortsatz sich findet. Seine seitlichen Theile umfassen halbmondförmig den neuen Theil, so dass dieser eine Strecke weit im Innern des Hydranthen zu verlaufen scheint.

Der Fortsatz beeinflusst also die Gestalt des Theiles, aus dem er entspringt, doch ist das nicht durchweg der Fall; vermuthlich gleicht sich im Lauf der Zeit das anfangs modificirte Verhalten des Hydranthen aus, indem der II. Gastraltheil seine frühere Gestalt annimmt. Wenigstens treffe ich bei einem Exemplar, dessen Fortsatz in einer Länge von 5 mm erhalten war, auf Schnitten senkrecht zur Achse des Gebildes den Ursprungstheil desselben als eine einfache Ausbuchtung des im Durchschnitt nahezu kreisrund begrenzten II. Gastralraumes, mit gleichmässigerVorwölbung sämmtlicher Körperschichten dieses Theiles.

Der feinere histiologische Bau des umgebildeten Fortsatzes wurde auf Serien feiner Paraffinschnitte (10 μ), die nach Gaule's Methode auf dem Deckgläschen befestigt wurden, unter Benutzung

Digitized by Google

der Seibert'schen homogenen Immersion $^1/_{16}$ untersucht. Hinsichtlich der Histologie von Tubularia mesembryanthemum verweise ich auf Jickeli's sorgfältige Angaben (4). Seiner Nomenclatur schliesse ich mich an.

Das Ectoderm besitzt nahe dem Hydranthen eine andere Zusammensetzung als am freien Theile des Fortsatzes. Es finden sich vor 1) cylindrische gewöhnliche Ectodermzellen, 2) Drüsenzellen, 3) Nesselkapselzellen, 4) Bildungszellen von Nesselkapseln und junge Elemente; sie liegen im Bereich des sogenannten interstitiellen Gewebes; da sie aber mit der Entstehung und Regeneration der anderen Elemente in Beziehung stehen, so will ich künftig alle Zellen, denen noch ein „embryonaler" Zustand zukommt, als „junge Zellen" zusammenfassen.

1) Auf senkrecht zur Achse des Fortsatzes geführten Schnitten besitzt das Ectoderm eine Höhe von 45 μ auf der dem Thiere zugewendeten Seite. Dieselbe Höhe kommt den gewöhnlichen Ectodermzellen zu, da sie durch die ganze Schicht hindurch reichen.

Sie stellen hohe schmale Elemente mit grossen Kernen dar und haben Aehnlichkeit mit Drüsenzellen. Ihre Breite ist an der Oberfläche am grössten und beträgt hier 6 μ. Sie verjüngen sich nach der Tiefe zu und messen im unteren Drittel c. 2,5 μ. Die Kerne liegen alle nahezu in gleicher Höhe, im oberen Drittel; es sind theils runde, theils ovale Gebilde, die im Durchmesser 5 bis 8 μ messen (Fig. 6).

Die Kuppen der Ectodermzellen ragen als rundliche Wölbungen vor und enthalten zum Theil einen feinkörnigen Inhalt. An manchen Stellen überzieht eine sehr zarte Cuticula (c) sämmtliche Zellen. Die Kerne (k) besitzen ein durch Grenachers Haematoxylin prachtvoll gefärbtes Gerüst und ein oder zwei Nucleolen (n), Zustände, wie sie schon oft bei Hydroiden beschrieben werden, u. a. durch Pfitzner (7) bei Hydra, auf dessen Abhandlung hier ganz besonders hingewiesen sei. Stark lichtbrechende Fäden (f), theils gerade, theils leicht gewunden, ragen über die freie Oberfläche vor; es sind Nesselfäden, die sich zu Nesselkapseln verfolgen lassen, welche zwischen den Ectodermzellen liegen.

Vereinzelt finden sich Ectodermzellen, deren oberer Theil zu einem, einer Theca ähnlichen Gebilde erweitert ist. Dasselbe enthält einen hellen, glasdurchsichtigen, mit Haematoxylin nicht tingirbaren rundlichen Körper von c. 7 μ im Durchmesser, der von einem

Digitized by Google

hellen Hofe umgeben ist, so dass nur eine geringe Menge Plasma übrig bleibt. Diese bildet nach unten hin einen Stiel, der dem verschmälerten Theile der benachbarten Ectodermzellen vollkommen gleicht. Der Zellkern liegt unmittelbar unter der kugeligen Masse, die Zelle ist geschlossen.

Weiter distalwärts nimmt die Höhe des Ectoderms ab. An Fortsätzen von bedeutenderer Länge wird die Höhe eine durchaus gleichmässige, c. 25 μ betragende, namentlich bei kreisrundem Querschnitt der Neubildung. Die unregelmässigen localen Vergrösserungen des Gebildes kommen auf Rechnung des Hohlraums im Innern, nicht der Wandung. — Die Ectodermzellen sind hier noch schmaler als die vorhin beschriebenen, sie haben eine entfernte Aehnlichkeit mit den von Jickeli beschriebenen Stützzellen, indem der Kern mit geringer Menge Protoplasma an der Oberfläche liegt und die Zelle nach unten hin allein durch einen Stiel repräsentirt wird. Damit steht in Zusammenhang, dass zwischen den Ectodermzellen viel zahlreicher als vorher junge Zellen eingeschoben sind. Eine zarte schwach lichtbrechende Cuticula überzieht das Ectoderm.

Für das Auftreten mitotischer Theilungen bei Tubularia, die nach Pfitzners Untersuchung über die Kerne der Hydra mehr als wahrscheinlich war, fand ich zuerst am Fortsatz, dann im Ectoderm der Tentakeln deutliche Beweise.

Eine ausserordentlich deutliche mitotische Figur fand ich in dem Ectoderm des Theiles, von dem soeben die Rede ist (Fig. 7). Es ist das Stadium der Aequatorialplatte; namentlich tritt das achromatische Gerüst deutlich hervor, indem seine Fäden von den beiden Polen ausstrahlen. Die starke Entwicklung der achromatischen Substanz findet nach Pfitzner sich auch bei den Kernen der Hydra. Die mitotische Figur ist mit ihrer Längsachse senkrecht zur Oberfläche des Ectoderms gerichtet[1]).

2) Drüsenzellen vollständig denen am II. Gastraltheil gleichend finden sich nur an der Basis des Fortsatzes im Bereich seiner Theca (Fig. 8). Es sind langgestreckte, mit ihrem basalen verschmälerten Theil bis zu 50 μ lange Zellen, die ein leicht

---

1) Pfitzner hat durchaus entsprechende Bilder auf Fig. 22 u. 26 der Tafel XXV am citirten Orte (7) wiedergegeben. Er nennt das Stadium: „systolischer Stern“.


Digitized by Google

streifiges Plasma (pl) und einen ovalen, im oberen Drittel der Zelle gelegenen Kern (k) besitzen. Ihre Secretlage (s) ist dünn. Die Fortsätze (p) sind sehr fest mit der Stützlamelle verbunden. Es finden sich Stellen, wo die Zellen über den Fortsätzen abgerissen sind, während diese noch an der Stützlamelle (p_1) haften.

3) Nesselkapselzellen. An diesen, mehr jedoch an ihren Bildungszellen ist der Fortsatz reich. Von den 4 Arten der Nesselkapseln, die Jickeli bei Tubularia unterscheidet, findet sich häufig in der Neubildung die grosse eiförmige. Die Zellen liegen wenig tiefer als die Kerne der Ectodermzellen. Man begegnet oft auf den Schnitten an dieser Stelle Lücken, wo offenbar die Nesselkapselzellen ausgefallen sind (Fig. 6 l).

Weiter distal nimmt die Zahl fertiger Nesselkapseln ab und es überwiegen die noch in der Bildung begriffenen.

4) In der Nähe des Hydranthen nur spärlich auftretend (Fig. 6 nb) finden sich die jungen Nesselkapselzellen weiter distalwärts in grosser Zahl zwischen den Ectodermzellen eingeschoben. Daneben finden sich andere noch nicht differenzirte Elemente, namentlich weiter distalwärts in grosser Menge. Sie nehmen den Raum zwischen der Stützlamelle und den Kernen der „Ectodermzellen" ein, für deren Jugendstadien ich sie halte. Sie stellen rundliche Elemente dar, die ausser einem ovalen Kern nur eine geringe Menge feinkörnigen Protoplasmas enthalten (Fig. 6 l, wo zwei Kerne vorhanden sind). Auf ihre Existenz führe ich es zurück, dass das Ectoderm am Fortsatz, sowie aber auch vielfach am Körper des Thieres zahlreiche Kerne besitzt und mehrschichtig zu sein scheint.

Die Kerne der Nesselkapselbildungszellen zeichnen sich durch Kleinheit, intensive Farbstoffaufnahme und eine comprimirte nahezu halbmondförmige Gestalt aus (Fig. 6 nb). Ihre Zellen erscheinen als helle Bläschen, welche die kugligen noch nicht differenzirten Nesselkapseln umschliessen.

Das Entoderm gleicht überall im Fortsatz demjenigen des II. Gastralraums. Die Höhe der Schicht beträgt 25 bis 30 μ (Fig. 9).

Es finden sich zwei Arten von Zellen vor. Die eine (a), weitaus an Zahl überwiegende stellt die gewöhnlichen, von Jickeli als Nahrungszellen bezeichneten Elemente dar. Ihre Kerne in Aussehen und Grösse denen der Ectodermzellen gleichend liegen in dem, dem Lumen zugewandten Drittel der Zellen. Der Zell-

Digitized by Google

leib wird bei Haematoxylinfärbung nicht tingirt. Bei der andern Zellart (b) nimmt der ganze Zellleib diesen Farbstoff intensiv auf. Diese Zellen schieben sich zwischen die Elemente der ersten Form derart ein, dass sie entweder zwischen den auseinanderweichenden basalen Theilen derselben in Kegelform eingekeilt sind, oder dass sie als schmale hohe Cylinder zwei der blassen Zellen ganz von einander trennen, oder endlich, dass sie an der Oberfläche am breitesten sind und zur Stützlamelle hin sich verjüngen. Auf etwa zehn der gewöhnlichen Zellen kommt eine der dunkeln Zellen („Drüsenzellen"). Bei diesen ist das Kerngerüst oft nach dem Centrum hin zusammengeballt und erscheint als ein stark tingirbarer Klumpen in der Mitte des mit einer deutlichen Membran umgebenen Nucleus (Fig. 9 k). Der centrale Theil ist bei den blassen Zellen oft fein gekörnt und nach dem Lumen hin vorgewölbt, an andern Stellen aber besitzt er einen sehr zarten Cuticularsaum.

Das Entoderm bildet stellenweise Taeniolen, in dem einzelne Zellen sich stark verlängern und eine Achse bilden, der sich benachbarte Elemente anlegen. In den Zellen finden sich sehr zahlreiche kleine, blassgelblich erscheinende, c. 1 bis 2 μ im Durchmesser haltende Kügelchen in grosser Menge (g).

Sehr häufig treten Zellen mit eigenthümlich veränderten Kernen auf. Dieselben schliessen sich an die dunkeln Zellen in dem Aussehen ihrer Kerne sehr nahe an, so dass ein genetischer Zusammenhang nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen ist. Sie liegen zwischen den gewöhnlichen Entodermzellen so eingekeilt, dass sie in das Lumen vorragen (Fig. 10 e).

Es hat den Anschein, als würden sie in dasselbe hineingedrängt und schieden aus der Entodermschicht aus. Auch finden sich wenigstens ihre Kerne, die sich sehr intensiv, namentlich in ihrem centralen Theil färben, frei im Lumen.

Auf diese Verhältnisse näher einzugehen, liegt nicht im Bereich dieser kurzen Mittheilung, sondern muss der Gegenstand einer speciellen Untersuchung des Entoderms bei den Hydroiden sein.

Die Stützlamelle bietet ein durchaus verschiedenes Bild dar, je nachdem man dieselbe nahe dem zweiten Gastralraum oder weiter distal untersucht. An letzterem Orte ist sie sehr dünn und bildet eine scharf gezogene Grenzlinie zwischen den beiden Blättern (Fig. 9 sl).

Digitized by Google

An dem erstgenannten Orte hat die Stützlamelle die Verhältnisse des II. Gastraltheils beibehalten, aber doch mit einigen Abweichungen.

Sie ist hier zweischichtig (Fig. 11 sl), die innere, dunklere (sl_1), auf dem Querschnitt nach innen glatt begrenzte Zone hat einen Durchmesser von c. 4 μ, während die äussere (sl_2) in ihrer Dicke beträchtlichen Schwankungen unterworfen ist, indem sie nach aussen hin einen unregelmässig gezackten Rand besitzt (Fig. 11). So ist das Bild im Querschnitt. Auf dem Flachschnitt rufen diese Leisten und Vorsprünge die erwähnte Längsstreifung hervor. An manchen Stellen ist auf reinen Querschnitten eine radiäre Streifung der ganzen Lamelle deutlich (Fig. 11.)

Sehr eigenthümlich und der Deutung Schwierigkeiten in den Weg setzend sind rundliche bis ovale Körperchen, die in der Stützlamelle eingeschlossen liegen.

Sie sind auf Fig. 6, 11 und 12 dargestellt (x) und stellen etwa 3 μ im Durchmesser haltende, homogene Körperchen dar, die zwar an manchen Stellen Haematoxylin intensiv aufnehmen, oft aber durch eine leicht gelbliche Färbung auffallen. Sie sind mit einem lichten Hofe umgeben. Sie treten nur in der Nähe des Hydranthen auf, hier aber in so grosser Anzahl, dass sie einer genaueren Betrachtung durchaus werth erscheinen. Sie liegen theils inmitten der Lamelle, theils aber auch dem ectodermalen Rande sehr genähert, wie ich auf Fig. 12 dargestellt habe. Dann aber finden sie sich auch ganz nach dem Entoderm hin (Fig. 6 x) nur von einem dünnen Saum der Lamelle überzogen. Sodann bieten sich Bilder dar, wo sie nur theilweise von der Lamelle umschlossen mit einem Theil frei ins Entoderm vorragen. Endlich habe ich sie im Ectoderm in einiger Entfernung von der Stützlamelle angetroffen (Fig. 6 x_1).

Es entsteht daher der Eindruck, als wanderten die eigenthümlichen Körper durch die Lamelle hindurch. Eine Deutung vermag ich bisher nicht zu geben und so wollte ich nur den Befund notiren. Als Zellen kann man sie nicht auffassen; jungen Nesselkapselzellen gleichen sie auch nicht, und so ist denn der Gedanke nicht ausser Acht zu lassen, dass es sich um Körper, die dem Hydroiden-Organismus fremd sind, handeln kann. Aber auch für die Auffassung, dass es sich um parasitische Bildungen handle, kann ich keine Belege beibringen, ausser der Aehnlichkeit mit

Digitized by Google

den erwähnten kleinen Körpern in den Entodermzellen, die gewiss als parasitische pflanzliche Gebilde zu deuten sind.

Als zweite Eigenthümlichkeit tritt bei den abnormen Tubularien eine Verödung des Weichkörpers im Stiel auf, die ohne Zweifel durch die Ueberwucherung mit fremden Organismen, besonders Diatomeen hervorgerufen wird. Der Einwand, dass diese Erscheinung eine accessorische, zufällige sei, da man ja oft Stielen begegnet, deren Inneres z. B. bei der bekannten Altersveränderung, verödet, wird von vornherein durch die Thatsache beseitigt, dass sowohl grössere, als auch noch ganz junge Exemplare von der Affection befallen sind. Man könnte wohl auch die Präparation als ursächliches Moment für das Bild der leeren oder theilweise vom Weichkörper befreiten Hydrocaulen herbeiziehen. Das wird aber durch die Wahrnehmung illusorisch, dass in demselben Busche sich sehr wohl erhaltene und mit normalem Zellenmaterial im Stiel versehene Tubularien finden. Da bei allen die Behandlung die gleiche war, so ist nicht abzusehen, warum gerade die mit einem Fortsatz versehenen Thiere und diese gerade hinsichtlich des Stieles besonders durch die Technik gelitten haben sollten.

Aber auch die histiologische Untersuchung weist einen Gewebszerfall und eine praeexistente Veränderung der Zellen nach.

Selten liegt der — aus einer helleren, dünneren Innen- und dunkleren Aussenschicht gebildeten — Perisarkröhre noch ein Rest des Ectoderms an. Meist sind im Innern regellos Zellrudimente umhergestreut. Da finden sich hohe cylindrische, sehr blasse Zellen, oft mehrere neben einander und noch im Zusammenhang, mit Kernen, deren Gerüstwerke weit weniger als normal das Haematoxylin aufnehmen. Ihre Aehnlichkeit mit dem Ectoderm ist unverkennbar. Ihnen benachbart sehen wir zahlreiche Nesselkapseln, auch Bildungszellen derselben mit deutlichem Kern. Freie Kerne sind in grosser Zahl zu sehen, manchen haften noch Reste von Zellen oder auch nur gekörnte Plasmaklümpchen an. Dann sind grosse cubische, gekörnte, mit Haematoxylin sich färbende Zellleiber zu finden, die ebensogut aus dem Ectoderm wie aus dem Entoderm stammen können und Drüsenzellen ähnlich sehen. Von der Stützlamelle ist nur an Ectodermstücken eine Andeutung zu constatiren.

Ueberaus reichlich birgt das Stielinnere jene obenerwähnten

Digitized by Google

blassgelben bis grünlichen rundlichen Körperchen (2—3 μ), die jedenfalls aus dem Entoderm stammen, sonst sind von diesem Blatte keine deutlichen Ueberreste festzustellen.

Eine durchaus ähnliche Stielverödung infolge von Ueberwucherung von Diatomeen ist von v. Lendenfeld bei Campanulariden (3) constatirt worden, und gewiss jedem, der andauernd Hydroidpolypen beobachtete, eine wohlbekannte Erscheinung.

Bei dem Versuche, die mitgetheilten Befunde zu deuten, resultiren folgende Schlüsse:

1) Der Fortsatz hat die Bedeutung eines Stieles. Dafür spricht zunächst die Region, in welcher er entsteht, nämlich die Uebergangsstelle des Stiels in den Hydranthen.

Er wird vom Polypenkörper selbst erzeugt, ein Umstand, der die Eigenthümlichkeit seines Baues erklärt. Der Ort des Ursprungs schliesst die Möglichkeit aus, dass es sich um ein eigenes Organ handele, wie solche in ähnlicher Form durch Weismann bei Eudendrium racemosum entdeckt (8) und auch von Hamann (5) beschrieben worden sind. Der Localität, aus welcher bei Eudendrium das Cnidophor entsteht, würde bei Tubularia eine zum mindesten höher als die Drüsenzone des II. Gastralraums gelegene Partie entsprechen, da jenes oberhalb des „Weismann'schen Drüsenringes" sich bildet.

Von Jickeli wird der II. Gastraltheil von Tubularia den Hydranthen anderer Hydroidpolypen gleichgestellt.

Eine grosse Aehnlichkeit mit dem Verhalten eines Hydrocaulus zeigt ferner die Gabelung des Fortsatzes, welche bei Exemplar Nr. 9 gefunden wurde.

Die Schlussfolgerung per exclusionem ergiebt dasselbe Resultat. Wurde das „Cnidophor" bereits ausgeschlossen, so könnten die rankenartigen Sprossen bei Bougainvillea (5) und bei Campanularia angulata noch zum Vergleich herangezogen werden (9). Bei beiden Formen entspringen diese Gebilde an ganz beliebigen Stellen des Stieles in grosser Zahl und stellen regelmässig angetroffene Befunde dar, haben also mit der uns hier vorliegenden, ganz ausnahmsweise auftretenden und bestimmt localisirten Erscheinung nichts gemeinsam. Man könnte endlich die Meinung aussprechen, es handele sich um eine Knospe, die ausnahmsweise in grosser Nähe des Hydranthen entsteht. Kein Anzeichen, auch an den in grösserer Länge erhaltenen Fortsätzen spricht für die

Digitized by Google

Differenzirung zu einem neuen Hydranthen. Auch wäre es widersinnig, eine Neubildung von Hydranthen anzunehmen von einem Individuum aus, das selbst des normalen Stieles beraubt ist.

Dieses leitet uns zu dem zweiten Schluss: Es handelt sich um eine Stielneubildung. Es ist allerdings bekannt, dass die Tubularien nicht zu allen Zeiten ihrer Existenz eines Stieles bedürfen. Wie auch Jickeli das ausführlich schildert, geben ältere Exemplare die Verbindung mit dem Stock ganz auf, indem ihr Stiel-Cönosark im ectodermalen Theile vollständig chitinisirt, während das Entoderm schwindet.

Auch können ja, wie allen Beobachtern der Tubularia wohl bekannt, die Hydranthen nach der Lostrennung vom Stiel eine Zeit lang existiren. Bei den uns vorliegenden Tubularien sind aber durchweg Hydranthen vertreten, die noch nichts von der Altersveränderung zeigen. Es wurden ganz junge Thiere mit der eigenthümlichen Bildung erwähnt. Bei diesen kann kein Zweifel obwalten, dass sie des Stiels bedürfen. Aber auch bei den grösseren ist diese Möglichkeit, abgesehen von den fehlenden anatomischen Merkmalen, auszuschliessen, da ihre Sporosacs noch unentwickelte Geschlechtsproducte, die weiblichen Individuen reife, noch ungefurchte Eier enthalten. Welche Rolle der Hydrocaulus für das Thier spielt, liegt in einer Hinsicht klar zu Tage, indem die ganze Hydrorhiza ein leitendes, ernährendes Kanalsystem repräsentirt[1]). Andererseits kommt dem Stiel noch eine Rolle zu, die namentlich Jickeli betont hat. Er dient als Vorrathsraum für den Hydranthen. In ihm differenziren sich die Elemente des Polypenkörpers, stets enthält er grosse Mengen junger, unentwickelter Zellen.

Als Gegengrund lässt sich anführen die Richtung, welche der neugebildete Stiel bei mehreren Exemplaren einschlägt. Abgesehen davon, dass er bei Nr. 8 deutlich die Fortsetzung des Thieres nach abwärts bildet, ist hinzuweisen auf ein Individuum, dass ich gleichzeitig auffand, bei welchem der unzweifelhafte Stiel, auch nach den verschiedensten Manipulationen, einen gleichen Winkel mit der Achse des Hydranths bildet, wie der Fortsatz bei

1) Offenbar findet auch durch den Stiel eine Aufnahme der chemischen Stoffe des Bodens statt. Auf verrosteten Bojen fand ich Tubularien, die eine dunkelgelbe Färbung besassen.


Digitized by Google

den oben beschriebenen Exemplaren. Er steht zu jener Achse in einem spitzen Winkel von ca. 70 Grad. Dieses Exemplar ist desshalb von besonderer Wichtigkeit, weil Gründe vorliegen zu der Annahme, dass der Stiel desselben ein bereits fertig neugebildeter ist. Er ist vollständig intact, sein Cönosark ist wohl erhalten, es fehlt jede Spur von überwuchernden Organismen. Die Perisarkhülle ist ungewöhnlich zart. Hier wäre also das Endresultat des ganzen Vorganges realisirt[1]).

Der histiologische Bau beeinträchtigt meine Annahme nicht. Er erklärt sich leicht bei einem Vergleich mit den Elementen des zweiten Gastraltheils. Es wird dadurch auch das Fehlen des Perisarks ohne weiteres verständlich. Bei einem Exemplar ohne Fortsatzbildung entspringen am Stiel zwei aboralwärts gerichtete Ausläufer, die mit deutlichem Perisark überkleidet sind, da sie vom Stiel selbst entstehen. Die uns vorliegenden Fortsätze stimmen in ihrem proximalen Theil ganz mit dem Bau des zweiten Gastralraums überein, im distalen Abschnitt nehmen sie ein indifferentes Verhalten an. Hier zeigt der histiologische Bau gerade eine grosse Uebereinstimmung mit dem Stiel in dem Reichthum an jungen Zellen.

Zum Vergleich mit meinen Fällen möchte ich noch einmal auf Lendenfeld's Beobachtung hinweisen (3), dass bei australischen Campanulariden auf die Stielverödung eine Neubildung des Stockes von dem noch lebenskräftigen Hydranthen ausgeht.

Es ist durchaus nicht a priori anzunehmen, dass der neugebildete Stiel bei meinen Tubularien durchweg sich an die alte Hydrorhiza anschliesst; ich vermuthe vielmehr, dass derselbe sich einen ganz neuen Anheftungspunkt, der bessere Bedingungen gewährt, aufsucht, zumal da die Basis des ganzen Busches in ganz ungewöhnlich dichter Weise mit einem Rasen von Bryozoen und zusammengesetzten Ascidien bedeckt war.

Ich habe naturgemäss die anderen Mitglieder desselben Busches daraufhin untersucht, ob sie, auch ohne äusserlich kennt-

1) Die Winkelstellung des neugebildeten Stiels zum Hydranthen hat nichts zu thun mit dem Gesetz der Polarität, wonach (wie zuerst Dalyell fand) immer der ursprünglich aboral gewandte Theil durchschnittener Tubularien den Stiel bildet. Dies Gesetz wird durch die hier vorliegenden Fälle nicht alterirt.


Digitized by Google

lichen Fortsatz, nicht Abweichungen von der Norm zeigten. Bei manchen konnte ich die ersten Anfangsstadien der Fortsatzbildung constatiren, bei andern traten mir Befunde entgegen, die mir ganz unverständlich geblieben sind und die ich hier nicht mit Stillschweigen übergehen kann.

Die Erscheinung, um die es handelt, findet sich bei Individuen mit, sowie auch bei solchen ohne Fortsatz. Die Stielneubildung ist also nicht nothwendig mit der „Invagination" verbunden. Der letztere Vorgang besteht darin, dass der zweite Gastraltheil vollständig invaginirt wird durch eine fortsatzartige Bildung, die entweder selbstständig entsteht, oder von dem neugebildeten Stiel oralwärts abgeht. Es entstehen so höchst sonderbare Flächenbilder, die einen ausgefüllten zweiten Gastralraum zeigen. Eins der Exemplare in eine Serie von Querschnitten zerlegt, zeigt klar, wie in einer gewissen Höhe der bereits für sich in einer halbmondförmigen Grube des zweiten Gastraltheils liegende neugebildete Stiel einen invaginirenden Fortsatz mit deutlichem Ecto- und Entoderm oralwärts entsendet. Soweit der Befund; die Erklärung muss ich schuldig bleiben.

Wir haben es hierbei offenbar mit pathologischen Zuständen zu thun.

Die Pathologie der niedern Thiere ist aber bisher noch ein verschlossenes Gebiet für uns. Dieser Umstand macht sich in vielen neueren zoologischen Arbeiten bemerkbar und es ist wohl der Zeitpunkt nahe, wo auch die abnormen Erscheinungen, wenigstens für einige Formen näher in Betracht gezogen werden dürften, als es bisher geschehen ist.

Den Herrn Proff. Waldeyer und Eilh. Schulze, sowie Herrn Director Dr. Hermes spreche ich an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank aus für die freundliche Theilnahme an meinen Untersuchungen; Herrn Dr. Hermes insbesondere für seine bereitwillige Unterstützung bei Beschaffung von marinem Untersuchungsmaterial.

Digitized by Google

Citirte Schriften.

1) J. G. Dalyell, Rare and remarcable animals of Scotland. 1847. I. Theil.
2) G. J. Allman, A Monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. Ray Society 1871—72.
3) R. v. Lendenfeld, Ueber eine eigenthümliche Art der Sprossenbildung bei Campanulariden. Zool. Anzeiger. 1883. p. 42.
4) C. F. Jickeli, Der Bau der Hydroidpolypen. II. Morphol. Jahrbuch VIII.
5) O. Hamann, Der Organismus der Hydroidpolypen. Jen. Zeitschr. XV. 1882.
6) Ciamician, Ueber den feineren Bau und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXII.
7) W. Pfitzner, Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seinen Theilungserscheinungen. Archiv f. mikrosk. Anatomie. XXII. p. 616.
8) A. Weismann, Ueber eigenthümliche Organe bei Eudendrium racemosum Cav. Mitth. der zool. Station zu Neapel. Bd. III.
9) J. Fraipont, Recherches sur l'organisation histologique et le développement de la Campanularia angulata. Arch. de zool. exper. Tom. VIII.
10) P. Fraisse, Die Regeneration von Geweben und Organen bei Wirbelthieren. Leipzig 1885.

Erklärung der Figuren auf Tafel XXXIII.

Fig. 6—12 incl. beziehen sich auf den neugebildeten Stiel.

Fig. 1. Grosser Hydranth von Tubularia mesembryanthemum mit neugebildetem Stiel (Nr. I). — ch. Chordawulst, u. g. unterer Gastraltheil, dr. Drüsenzellenzone, th. Theca. — 9 : 1.

Fig 2. Kleines Exemplar. Der neue Stiel entspringt rechts und krümmt sich bogenförmig abwärts. Der alte Hydrocaulus ist von Diatomeen (Gomphonema?) vollständig überwuchert (Nr. II). 20 : 1.

Fig. 3. Mittelgrosse Tubularia mit neuem Hydrocaulus, der sich an der Uebergangsstelle vom Stiel in den Hydranthen vorwölbt und infolge unregelmässiger Erhabenheiten eine entfernte Aehnlichkeit mit einem Acanthusblatt erlangt hat. Lupenbild.

Fig. 4. Exemplar Nr. X. Kleiner Hydranth. Der neue Hydrocaulus bildet die Fortsetzung des Thieres nach unten hin, von dem alten ist nur noch die leere Perisarkröhre übrig. 30 : 1.

Digitized by Google

Fig. 5. Längsschnitt durch den unteren Gastraltheil und den neuen Hydrocaulus von dem Fig. 3 gezeichneten Thier. — ect. Ectoderm, dr. Drüsenzone des Ectoderm, sl. Stützlamelle, ent. Entoderm, th. Theca des Fortsatzes. — 70 : 1.

Fig. 6. Ectoderm aus dem proximalen Theil des neugebildeten Stieles. — k. Kerne, n. Nucleolus, f. Nesselfaden, l. Lücken, durch den Ausfall von Nesselkapselzellen entstanden, n. l. Nesselkapselbildungszelle, b. junge Ectodermzelle mit doppeltem Kern, sl. Stützlamelle, x. x_1. eigenthümliche Körper, theils im Ectoderm, theils in der Stützlamelle; hier auf der entodermalen Seite (s. Text). — Seibert $^1/_{16}$ hom. Imm.

Fig. 7. Mitotische Figur aus dem Ectoderm (Pfitzner's „Systolischer Stern"). Aequatorialplatte (Metakinesis) mit stark ausgeprägter achromatischer Spindel.

Fig. 8. Drüsenzellen aus dem Ectoderm. — s. dünne Secretlage, pl. streifiges Plasma, k. Kern, p. Zellfortsatz, bei p_1 fest an der Stützlamelle (sl) haftend. — Seibert $^1/_{16}$ hom. Imm.

Fig. 9. Entoderm aus dem distalen Theil des neugebildeten Stieles. Helle (a) und dunkle (b) Zellen („Drüsenzellen"). Der Kern der dunklen Zelle enthält intensiv gefärbte Klumpen (k), sl. zarte Stützlamelle. — Seibert $^1/_{16}$ hom. Imm.

Fig. 10. Entoderm. Zelle e im Austritt aus der entodermalen Zellreihe begriffen, mit dunkel tingirtem Kern. — Seibert $^1/_{16}$ hom. Imm.

Fig. 11. Stützlamelle aus dem proximalen Theil. — x. Inhaltskörper räthselhafter Natur, sl_1. innere, sl_2. äussere Lage der Lamelle. — Seibert $^1/_{16}$ hom. Imm.

Fig. 12. Stützlamelle mit grossem Inhaltskörper, der nur durch eine dünne Brücke derselben vom Ectoderm (dieses nach unten gekehrt) getrennt ist. — nb. Nesselkapselbildungszelle. Seibert $^1/_{16}$ hom. Imm.

Digitized by Google

(Aus dem anatomischen Institut in Berlin.)

Ueber physiologische Versilberung des elastischen Gewebes.

Von

Dr. **A. Blaschko** in Berlin.

Hierzu Tafel XXXIV.

Ich habe vor einiger Zeit in den Monatsheften für Dermatologie [1]) eine Arbeit über das Vorkommen von metallischem Silber in der Haut von Silberarbeitern veröffentlicht, deren Resultate zum Theil auch Interesse für den Fachhistologen besitzen dürften. Ich folge daher mit Vergnügen einer Aufforderung des Herrn Geh.-Rath Waldeyer, für diese Zeitschrift ein kurzes Resumé der dort gemachten Befunde zu geben.

In der Haut der Silberarbeiter finden sich an gewissen, dem Licht exponirten Stellen, meist an Fingern und Händen, hier und da zerstreute, meist stecknadelknopf- bis hirsekorngrosse blauschwarze Flecke. Die Anzahl derselben ist nicht sehr gross und bei den verschiedenen Individuen verschieden, sie nimmt mit den Jahren, je länger die Berufsarbeit dauert, zu. Die Flecke, einmal entstanden, verschwinden nie wieder, blassen auch im Laufe selbst langer Jahre nicht ab und behalten, nachdem sie in dem ersten Jahre sich von Punktform bis zu einer gewissen Maximalgrösse entwickelt haben, diese Grösse, sowie die dann erreichte Form durch die Jahre unverändert bei. Die Färbung betrifft, wie man schon mit blossem Auge sieht, nicht die Oberhaut, sondern die dicht unter ihr liegende Hautschicht. Die Epidermis über dem Fleck ist völlig intakt, ebenso ist die Haut zwischen den Flecken normal; bei manchen Arbeitern finden sich vereinzelte, von Schnitten

1) Monatsh. f. prakt. Dermatologie. Bd. V. 1886. No. 5.

Digitized by Google

oder Verletzungen mit Feile oder Grabstichel herrührende Narben, welche eine blassbläuliche Farbe zeigen. Das Allgemeinbefinden und die Konstitution der mit den Flecken behafteten Arbeiter (und es gibt wohl kaum einen Silberarbeiter, der sie nicht aufzuweisen hätte) ist in keiner Weise beeinträchtigt.

Diese Flecke entstehen durch das Eindringen kleinster Silbersplitterchen in die Haut, ein Vorgang, der leicht erklärlich ist, wenn man bedenkt, dass beim Feilen, Sägen, Abdrehen, Schleifen, sowie bei einer ganzen Anzahl anderer Bearbeitungsarten des Silbers zahlreiche feinste Partikelchen des Metalls abspringen. Gar nicht selten bleiben auch Silbersplitter, welche schon zu gross sind, um unbemerkt durch die Epidermis zu dringen, in derselben stecken, erregen durch Druck auf den Papillarkörper Schmerz und werden dann von den Arbeitern mit den Fingernägeln oder einer eigens zu diesem Zwecke dienenden Splitterzange entfernt. Die mikroskopische Untersuchung solcher Flecke, von denen ich einige zu excidiren Gelegenheit hatte, ergab folgendes Resultat: Im Centrum der Stelle, welche dem Fleck entspricht, liegen mitten in der Cutis ein oder mehrere verschieden grosse, bei durchfallendem Lichte schwarz gefärbte, bei auffallendem oft schon dem blossen Auge durch ihren hellen Silberglanz kenntliche Stücke metallischen Silbers (auf den chemischen Nachweis will ich hier nicht näher eingehen). Diese Stücke sind zum Theil mit einer schwarzen Kruste überzogen und zumeist von einer bindegewebigen Kapsel umgeben. Die benachbarte Cutis leuchtet in einem mehr oder minder grossen Umkreise, nach unten bis zum Unterhautzellgewebe, nach oben bis zur Epidermis in den buntesten Farben, unter denen violett und gelbbraun vorwiegen. Die Färbung betrifft gleichmässig alle Bindegewebsfaserzüge der Cutis, welche etwas verschmälert und sklerosirt erscheinen und in den mit Safranin gefärbten Schnittpräparaten den Farbstoff weniger als das gesunde Gewebe der Nachbarschaft fixiren. Zwischen den Bindegewebsbalken zeigt sich, radiär von den Silberklümpchen ausstrahlend, ein weitere und engere Maschen bildendes, dunkelbraun bis schwarz gefärbtes Netzwerk, dessen Färbung, wie man bei stärkerer Vergrösserung sieht, zum Theil durch eine dunkelbraune Tingirung der Aeste, weiterhin aber durch einen feinkörnigen, bei durchfallendem Lichte schwarzen, bei auffallendem hellglänzenden Niederschlag erzeugt wird. Während aber die kleinsten Aestchen von den feinen Körnchen ganz

Digitized by Google

erfüllt scheinen, lässt sich deutlich erkennen, dass dieselben in den gröberen nicht das ganze Lumen einnehmen, sondern sich auf der Wandung der Aeste niedergeschlagen haben.

Da wo die Imprägnation — denn um eine solche handelt es sich offenbar — bis an die Epidermis heranreicht, sieht man zahlreiche feinste Zweige einander parallel in die Höhe steigen und dicht unter der untersten Retezellenschicht noch einmal einen grossen, flächenhaft ausgebreiteten Plexus bilden, der hier die Spitzen der Papillen fingerhutförmig überzieht, in andere Papillen wellenförmig gekräuselte Büschel hineinstreckt, an wieder andern Stellen parallel den Längsleisten der Epidermis hinläuft. Von diesem obersten Geflecht ziehen feinste Aestchen — die nunmehr schon deutlich blasse Körnchenreihen darstellen — bis an die unterste Epithelzellenschicht heran, unterhalb welcher sich streckenweise flächenhafte, anscheinend nicht auf Fasern liegende, Niederschläge des Metalls vorfinden.

Der eigentümliche Verlauf dieses Systems feiner und feinster Fasern, welches einen äusserst zierlichen Anblick darbietet, erinnerte mich an die von Baltzer[1]) gegebene Darstellung des elastischen Fasernetzes, und die mikrochemischen Reaktionen der Fasern, ihre Resistenz gegenüber verdünnten Ammoniak- und Kalilösungen, liessen denn auch keinen Zweifel darüber aufkommen, dass es sich um elastische Fasern — besetzt[2]) mit feinsten Silberkörnchen — handle.

Die gröberen Fasern verlaufen, wie schon angedeutet, zumeist in den Lücken zwischen den Bindegewebsbalken, die Spalten zwischen diesen völlig ausfüllend; oft ziehen aber neben einem starken Aste mehrere feinere scheinbar durch die Substanz der Bindegewebsbalken hindurch. Im Grossen und Ganzen ist der Verlauf der Hauptfaserzüge parallel dem der Bindegewebsfasern; man trifft sie querdurchschnitten, wo diese im Querdurchmesser getroffen

1) Baltzer, Recherches techn. sur le tissu élast. Arch. de physiol. 1882. p. 314.

2) In einer Mittheilung von G. Lewin über den gleichen Gegenstand, in welcher übrigens meiner Arbeit keine Erwähnung geschieht, (Berl. Klin. Wochenschr. 1886. No. 26), wird die Vermuthung ausgesprochen, dass die elastischen Fasern Röhren seien und der Silberniederschlag auf der Innenwand dieser Röhren erfolge; von der Irrigkeit dieser Auffassung kann man sich jederzeit leicht überzeugen.

Digitized by Google

sind, und wo man die Bindegewebsbalken in der Längsansicht sieht, verlaufen auch die elastischen Fasern longitudinal oder bilden längsgestreckte rhomboidale Maschen. Ueberraschend ist die ungeheure Zahl feinerer elastischer Fasern, welche man auf diese Weise dargestellt sieht; namentlich fällt das überaus dichte Netz feinster Fäserchen auf, welche sich in und zwischen den Papillen vorfinden. Diese feinen Fasern sind es vor allem, welche mittelst der bekannten Darstellungsweisen des elastischen Gewebes sich bisher nicht sichtbar machen liessen, und welche auch in den nach der Baltzer'schen Methode hergestellten Präparaten nicht so deutlich zu Tage treten wie hier [1]). Solche feinen Netze umspinnen, wie Baltzer schon gesehen hat, auch die Ausführungsgänge der Schweissdrüsen und die Adventitia der Gefässe; Silberniederschläge finden sich des Weiteren noch in der intima der Gefässe und auf der Membran der Tastkörperchen, eine Erscheinung, welche darauf schliessen lässt, dass nicht nur das elastische Gewebe das Silber reducire, sondern dass diese mikrochemische Reaktion der elastischen Substanz überhaupt zu eigen ist.

Fragen wir uns nun noch einmal nach der Entstehungsweise der Silberflecke, so sehen wir, dass das von der Epidermis aus in die Cutis gedrungene Silberstück den Anlass zu der Färbung der Bindegewebs- und elastischen Fasern sowie zu der Ablagerung der Silberkörnchen auf letzteren gegeben hat. Der diesem Vorgange zu Grunde liegende chemische Prozess muss offenbar ein doppelter sein. Erstens muss das Silber in Lösung übergeführt werden, es mag dies nun durch Bildung eines löslichen Silbersalzes, etwa eines Silberalbuminats geschehen, oder es könnte auch, worauf mich Herr Prof. Liebreich aufmerksam gemacht hat, das Silberstück sich oxydiren und das gebildete Silberoxyd in dem alkalischen Gewebssaft gelöst verbleiben. Jedenfalls ist dieser Lösungsprozess ein äusserst langsamer, über Monate und Jahre sich hinziehender, da die Arbeiter angeben, dass die Flecke sich meist erst sehr lange Zeit nach stattgehabter Verletzung zeigen; es erklärt dies wohl auch, warum die von mir angestellten Versuche mit künstlicher Erzeugung von Silberflecken resultatlos ge-

---

1) Mit der neuerdings von Unna (Monatsh. f. prakt. Dermat. 1886 No. 6) angegebenen Methode habe ich noch keine Erfahrungen.



blieben sind. — Aus der gebildeten Silberlösung fällt dann weiterhin unter dem Einfluss des Lichts das Metall allmählich in feinsten Körnchen wieder aus und zwar überall nur da, wo elastische Substanz vorhanden ist. Sehr interessant ist in dieser Hinsicht ein Vergleich mit Präparaten von medikamentöser Argyrie, jener Erkrankung, welche bekanntlich nach längerem internen Gebrauch von Argent. nitr. auftritt. Ich verdanke der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. J. Neumann in Wien ein solches Präparat, in welchem der Silberniederschlag sich vorwiegend auf der membrana propria der Schweissdrüsen zeigt, weiterhin auf der Glashaut der Haarbälge und Talgdrüsen, der Grenzschicht zwischen Cutis und Epidermis, äusserst spärlich hingegen und nur mit starken Vergrösserungen wahrnehmbar auf den elastischen Fasern. Auch hier schlägt sich also das Silber überall nur auf elastischer Substanz nieder; wenn aber hier das mikroskopische Bild ein ganz anderes ist wie bei unseren Präparaten, so liegt dies daran, dass bei der medikamentösen Argyrie die Silberlösung im Blut zirkulirt und somit das Metall in nächster Nähe der grossen Gefässbezirke, die eben an den oben genannten Stellen liegen, ausfallen muss; und nur die ganz geringen Mengen, die dann noch übrig bleiben, schlagen sich als feiner Belag auf den elastischen Fasern nieder. Bei dem Silberarbeiter bildet sich die Silberlösung primär im Gewebe und durchtränkt somit gleichmässig die ganze Cutis; das Silber fällt also auch gleichmässig auf allen benachbarten elastischen Fasern und allen anderen in der Nähe befindlichen elastischen Substanzen aus. Man wird also die Reduktion des Silbers aus seinen Lösungen als eine der lebenden elastischen Substanz (unter dem Einfluss des Lichts) allgemein zukommende Reaktion aufzufassen haben, ich sage ausdrücklich lebenden, da der todten elastischen Substanz das Vermögen, Silber aus seinen Verbindungen zu fällen, nicht innezuwohnen scheint. Ich wenigstens habe z. B. nie beobachtet, dass bei der von Ranvier für die Darstellung der Fettzellen angegebenen Methode der Injektion mit Argent. nitr. das elastische Gewebe in der hier zu Tage tretenden Weise dargestellt wird.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXIV.

Fig. 1. Schnitt durch einen Silberfleck. Chroms. Alkoh. Safranin. Die afficirte Partie hat den Farbstoff nicht angenommen, zu beiden Seiten gesunde Cutis. A. Epidermis, B. Cutis, C. elastische Fasern in den Papillen, D. elastisches Fasernetz unter dem Epithel, E. Fasernetz um ein Gefäss, F. Netz um Schweissdrüsen-Ausführungsgang, G. Silberniederschlag an der Epithelgrenze.

Fig. 2. Kleines Gefäss mit elastischem Fasernetz bei starker Vergrösserung.

Fig. 3 u. 4. 3 Papillen bei starker Vergrösserung.

Digitized by Google

Einschlusskitt für mikroskopische Präparate.

Von

Dr. **Krönig** in Berlin.

(Anatomisches Institut zu Berlin.)

Im Berliner physiologischen Institute wird seit längerer Zeit eine Verkittungsmasse für kurze eiserne Röhren benutzt, welche ich nach geeigneter Modification auch für den Verschluss mikroskopischer Präparate sehr brauchbar befunden habe. Ihre Zusammensetzung, wie ich sie nach vielfachen Versuchen erprobt habe, ist: 2 Theile Wachs, 7—9 Theile Colophonium.

Der Lack stellt eine bei gewöhnlicher Temperatur harte Masse dar, welche, — analog dem bekannten Paraffin- oder Wachs-Einschlusse — durch Eintauchen eines erwärmten Drahtes verflüssigt und um die Ränder des Deckgläschens gezogen wird, um innerhalb weniger Secunden bis einer halben Minute zu einer Substanz zu erstarren, die bei einem vorzüglichen Härtegrad nicht die geringste Spur von Sprödigkeit besitzt.

Die Zubereitung ist die denkbar einfachste: In einem Porzellanschälchen wird zunächst das Wachs eingeschmolzen, hierauf stückweise die nöthige Quantität gewöhnlichen Colophoniums hinzugesetzt, tüchtig verrührt, — des besseren Aussehens halber eventuell noch durch Gaze filtrirt — und die Masse erkalten gelassen, was innerhalb weniger Stunden vollendet ist.

Zur Prüfung der Haltbarkeit, beziehungsweise der Auflösbarkeit des Lackes durch Einschlussflüssigkeiten, habe ich verschiedene derselben, wie Wasser, Glycerin, Liquor Kali acetici, Cedernöl, Terpentinöl mit der Masse in Verbindung gebracht, und zwar ent-

Digitized by Google

weder so, dass feinzerkleinerte Lackpartikelchen damit verrührt und mehrere Tage lang stehen gelassen wurden, oder so, dass ich — abgesehen von den Oelen, welche von vornherein sich als Colophonium- wie Wachs-lösend erwiesen hatten — eine Anzahl mikroskopischer Präparate in den obigen Flüssigkeiten einschloss, mit dem Lack umrandete und Wochen hindurch liegen liess. Hierbei ergab sich, dass die Einschlussflüssigkeiten klar, die Präparate durchaus durchsichtig geblieben waren und die Lack-Umrandung vortrefflich gehalten hatte.

Um nun aber auch trotz der Auflösbarkeit des Lackes durch die genannten Oele gleichwohl die Ausnutzung der homogenen Immersion zu ermöglichen, hat man nur nöthig, den Lackrand mit einer spirituösen Schellack-Lösung zu bestreichen, welche — bei concentrirter Lösung — innerhalb einer Stunde hart und zu einer für Immersions-Oele (Cedernöl, Sternöl, Fenchel- und Ricinus-Oel) undurchdringlichen Schicht wird.

Die Vortheile dieses Lackes anderen gegenüber sind daher folgende:

1) Schnelle Fertigstellung eines Präparates, ein besonders Anfängern recht willkommener Factor.

2) Unauflösbarkeit desselben für Wasser, Glycerin und Kali aceticum.

3) Gute Consistenz.

4) Einfache und billige Anfertigung desselben.

Auch dem venetianischen Kitt gegenüber hat der hier beschriebene, abgesehen von dem Vorzuge der Billigkeit, auch den besserer Consistenz voraus.

Für Liebhaber gefärbter Lacke schliesslich die Bemerkung, dass sich derselbe mit der Alcanna-Wurzel schön roth färbt.

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.

Digitized by Google

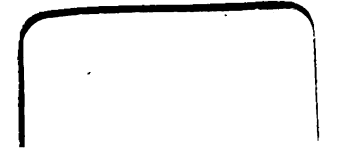
Digitized by Google

Digitized by Google

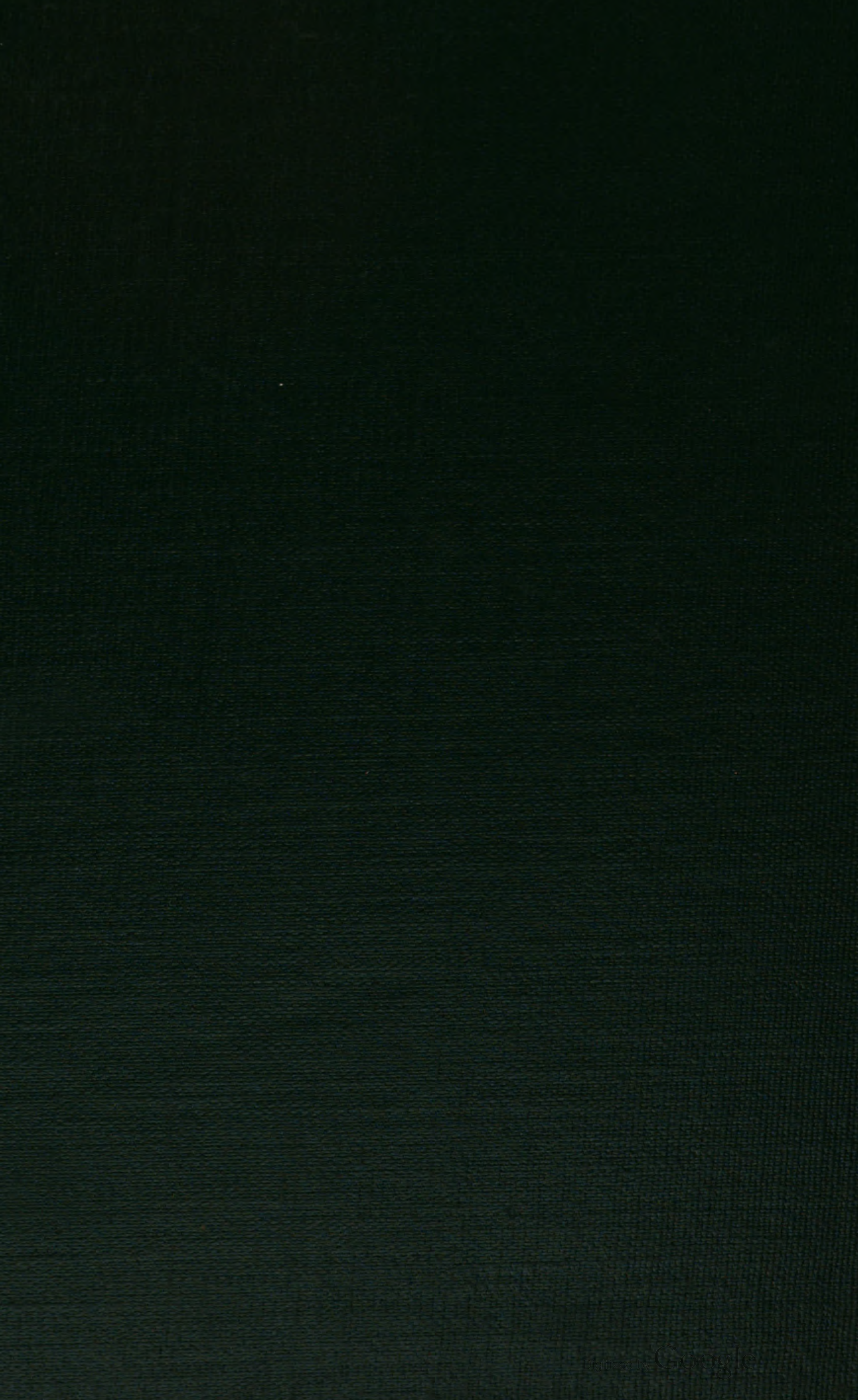
Acme
Bookbinding Co., Inc.
300 Summer Street
Boston, Mass 02210

Digitized by Google

3 2044 093 323 855



Digitized by Google


Digitized by Google